Studien zum Gaswechsel einer extremen Schattenpflanze *(Aspidistra)* und zur Methodik der Gaswechselversuche

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Philosophischen Fakultät der **Universität Basel**

vorgelegt

von

Max Geiger

aus Wigoltingen (Thurgau).

Mit 9 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1927

Studien zum Gaswechsel einer extremen Schattenpflanze *(Aspidistra)* und zur Methodik der Gaswechselversuche

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Philosophischen Fakultät der **Universität Basel**

vorgelegt

von

Max Geiger

aus Wigoltingen (Thurgau).

Mit 9 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1927

Genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. G. Senn und Dr. K. Spiro.

Basel, den 28. Juni 1927.

Prof. Dr. F. Fichter,
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Bd. 67. Heft 4.

Meinen lieben Eltern

in herzlicher Dankbarkeit gewidmet

Inhaltsübersicht

Seite

Einleitung 635
Abschnitt I. Die Lebensbedingungen 636
A. Am natürlichen Standort 636
B. In Europa 637
Abschnitt II. Zur Anatomie der Versuchspflanzen 642
Abschnitt III. Methodisches zu den Gaswechselversuchen 646
A. Versuchsmethodik 646
1. Der Rezipient 646
2. Der schädliche Raum 648
a) Theoretischer Teil 649
b) Praktischer Teil 653
3. Apparatur 658
4. Gang der Versuche 662
5. Bestätigung der theoretischen Ableitungen durch das Experiment . . 664
B. Meßmethodik 666
1. Titrimetrische Methode 666
2. Gravimetrische Methode 667
Abschnitt IV. Gaswechselversuche 669
A. Atmung 669
1. Atmung der Blätter 669
2. Atmung des Rhizoms 674
3. Diskussion der möglichen Ursachen des Atmungsabfalles 675
Verhalten der Stomata 676
Folgen des Spaltöffnungsverschlusses 679
a) Bildung organischer Säuren 680
b) Verhinderung der aeroben Atmung 684
Einfluß der Menge des vorhandenen Atmungsmaterials 686
4. Verhalten der Atmung nach der Assimilation 686
B. Assimilation 688
Abschnitt V. Schlußwort 693
Abschnitt VI. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse 695
A. Methodischer Teil 695
B. Biologischer Teil 696
Literaturverzeichnis 698

Einleitung.

Obwohl der Pflanzenphysiologe meistens Probleme allgemeiner Natur behandelt, so ist es doch ebenso reizvoll und interessant, die Lebensvorgänge bei Pflanzen spezieller ökologischer Gruppen zu untersuchen. Zu einer solchen Gruppe gehört auch *Aspidistra elatior* Blume, die den Hauptgegenstand vorliegender Untersuchung bildet; sie wird zusammen mit *Curculigo* und *Clivia* zu den streng ombrophilen Arten gezählt (Czapek, 1913, Bd. I, S. 535). In der Tat ist *Aspidistra* sehr anspruchslos in bezug auf Licht, weshalb sie als Zierpflanze an schwachbeleuchteten Orten, wie in Korridoren und in Zimmern, gehalten werden kann. Es ist deshalb verständlich, daß sie eben wegen dieser Eigenart bei Gaswechselversuchen etwa einmal mitverwendet wurde; erweckt es doch hohes Interesse, zu erfahren, wie diese Pflanze trotz dem geringen zur Verfügung stehenden Licht die nötigen Assimilate zu ihrem Aufbau erwerben kann.

Diese Frage beantwortete Cailletet (1911) in der Weise, daß er für *Aspidistra* eine Aufnahme organischen Materials aus dem Erdboden annahm. Maquenne (1911) trat jedoch dieser Ansicht entgegen und gab zusammen mit Demoussy (Maquenne und Demoussy, 1913b) durch die Charakterisierung dieser Pflanze als

„une espèce singulière et absolument remarquable par sa faible intensité respiratoire" zugleich die Richtung an, in der die Lösung der Frage liegen könnte. Diese beiden letztgenannten Forscher bestätigten also die Versuche Ad. Mayers (1892), in denen dieser nachgewiesen hatte, daß *Aspidistra* nur $^1/_{15}$ so viel Sauerstoff verbraucht wie eine Sonnenpflanze (Roggen).

Alle oben genannten Arbeiten waren jedoch nie speziell der Untersuchung von *Aspidistra* gewidmet; deshalb liegen so wenige Zahlen vor, daß sie uns kein rechtes Bild von ihrem Gaswechsel vermitteln können.

Da die Pflanze nach den Angaben in der Literatur durch ihr physiologisches Verhalten eine Sonderstellung einnimmt und zugleich den Typus einer obligaten Schattenpflanze darstellt, schien eine Untersuchung interessante Resultate zu versprechen, die vielleicht auch für das Verständnis des Gaswechsels anderer extremer Schattenpflanzen von Bedeutung werden konnten. Aus diesen Gründen schlug mir Herr Prof. Senn eine solche Untersuchung vor.

Im Hinblick auf die Fragestellung schien es mir wichtig, auch die Lebensbedingungen dieser Pflanze festzustellen, da durch sie der Gaswechsel wohl in starker Weise bedingt wird. Auch versprach ich mir von der Einbeziehung dieses Fragenkomplexes Gesichtspunkte für die anzustellenden Versuche. Es ergaben sich also folgende Fragen:

Unter welchen Lebensbedingungen lebt *Aspidistra elatior*, welches ist ihr Gaswechsel, und in welcher Weise unterscheidet sich dieser allenfalls vom Gaswechsel anderer Pflanzen?

Abschnitt I.

Die Lebensbedingungen.

A. Am natürlichen Standort.

Die Gattung *Aspidistra* mit etwa vier Arten hat ihre Verbreitung in Ostasien: Ost-Himalaya, China, Japan. Angaben über die Arten dieser Gattung und besonders über die Standortsverhältnisse waren in der Literatur nur spärlich zu finden. Wilson (1905, S. 202), der Zentralchina bereist hat, erwähnt *Aspidistra*

punctata[1]) zusammen mit *Canna indica* var. *orientalis*, *Curcuma longa*, *Curculigo recurvata* usw. von einem Standort bei Kiating[1]), Provinz Sze-chuan. Das Klima wird folgendermaßen geschildert: „entnervend, sehr feucht, wenig Sonne; im Juni bis August sehr heiß (30—40° C) und regenreich; im Winter rauh und kalt, Temperatur jedoch nicht unter 0° C." Ähnlich äußern sich Handel-Mazzetti (1922) und Diels (1901) über das Klima Mittelchinas: „sehr feucht und warm, ausgeprägte Trockenzeit am Ende des Jahres". Leider erfahren wir wenig über die Lichtverhältnisse, unter denen *Aspidistra* lebt: der Wald der subtropischen Stufe ist als Hartlaubwald ausgebildet oder besteht aus xerophilen Nadelhölzern. Ausgesprochener Laubfall, der für die als Unterholz lebenden Pflanzen eine Periode stärkerer Belichtung brächte, scheint demnach kaum vorhanden zu sein. Auch ohne die Abschwächung des Lichtes durch die Bäume müßte der Standort von *Aspidistra* doch ziemlich lichtarm sein; Diels (1901) erwähnt nämlich eine Angabe von Delavay, nach der in jener Gegend, in der Wilson *Aspidistra* fand, das ganze Jahr Regen fällt, die Sonne nur selten sichtbar wird und dann nur hinter einem Nebelschleier ihre matte Scheibe zeigt.

B. In Europa.

Da die Angaben über die Lebensbedingungen am natürlichen Standort so spärlich sind und vor allem keine Messungen bringen, untersuchte ich die Bedingungen, denen *Aspidistra* bei uns in der Kultur ausgesetzt ist. Ich mußte dies schon deswegen tun, weil ja bei den Gaswechselversuchen nur in Europa gezogene Pflanzen verwendet wurden.

In den Gewächshäusern des botanischen Gartens in Basel entwickelt die Pflanze stets neue Blätter und kommt im Frühjahr auch zur Blüte. Hier herrschen folgende Bedingungen: Die relative Feuchtigkeit, gemessen zwischen den einzelnen Stöcken, beträgt ca. 70—80%. Die Temperatur schwankt zwischen 12° C (bei kühler Witterung oder nachts) und ca. 28° C, wenn im Sommer die Sonne auf die Gewächshäuser scheint. Die einfallende Licht-

1) Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Dr. Handel-Mazzetti ist *A. punctata* synonym mit *A. elatior;* Kiating befindet sich in subtropischer Lage im mittelchinesischen Florenreiche.

menge[1]) wurde mit dem Eder-Hechtschen Dauerphotometer gemessen einerseits im Freien, andererseits bei den *Aspidistra*-Stöcken in der Höhe der Blätter; dabei wurde das Photometer in die gleiche Lage zum einfallenden Licht gebracht, welche die Blätter von *Aspidistra* einnahmen. Die gemessenen Werte der Tabelle bedeuten Lichtmenge pro Stunde in Bunsen-Roscoeschen Einheiten.

Tabelle 1.

19. November 1925, trüber, nebliger Tag.
A-Messung im Freien, am Standort von *Hieracium Pilosella*.
B-Messung im Palmenhaus, bei den am besten beleuchteten *Aspidistra*-Stöcken.

Zeit	9—10^h	10—11^h	11—12^h	12—13^h	13—14^h	14—15^h	15—16^h	16—17^h
A	92	139	223	312	428	129	98	28
B	7,3	8,4	17	26	30	16	7,8	1,7
B in % von A	7,9	6,0	7,6	8,3	7,0	12,4	7,9	6,1

Tabelle 2.

20. November 1925, heller, sonniger Tag.
A- und B-Messungsorte wie oben.

Zeit	A	B	B in % von A
12—15^h	565	35	6,2

Allen solchen Lichtmessungen mit lichtempfindlichen Papieren haften verschiedene Fehler an; vor allem kommen bei der Messung fast nur die kurzwelligen Strahlen zur Geltung, die ja für die Assimilation nicht die wichtigsten sind. Ein weiterer Fehler meiner

1) Nach Abschluß des Manuskriptes wurde mir von Herrn Ingenieur A. Süffert, dem ich auch an dieser Stelle bestens danken möchte, ein Osram-Photometer (Prinzip des Ölflecks!) zur Verfügung gestellt. So wurde es mir möglich, auch im Gewächshaus Werte zu erhalten, die sich direkt mit den bei den Assimilationsversuchen angegebenen vergleichen lassen, da in beiden Fällen die Beleuchtung in Lux angegeben ist.

Messung vom 19. März 1927, 12^h: sonniger Tag.

Die am besten beleuchteten, jedoch nicht von direktem Sonnenlicht getroffenen *Aspidistra*-Stöcke erhalten ca. 800 Lux, die schlechtest beleuchteten ca. 70—80 Lux. (Die Beleuchtung im Freien an einem sonnigen Sommertag soll dagegen bis 100000 Lux betragen.) Morgens und abends war die Beleuchtung natürlich bedeutend schwächer und betrug für die beiden oben angegebenen Meßstellen ca. 100 Lux resp. ca. 2 Lux; über das Verhalten der Stomata bei dieser Beleuchtung siehe S. 676ff.

Messungen mag darin bestehen, daß das eine Mal im glasbedeckten Gewächshause, das andere Mal im Freien gemessen wurde, was einen Unterschied in der Menge der chemisch wirksamen Strahlen ergibt. Da aber das Photometer selbst auch eine Glasscheibe trägt, ist der Unterschied wohl ziemlich klein.

Die prozentualen Lichtmengen, die *Aspidistra* an hellen und nebligen Tagen erhält, sind nicht stark voneinander verschieden. Im Durchschnitt empfangen die am hellsten belichteten Stöcke ca. 7,7 % der Lichtmenge, die z. B. *Hieracium Pilosella* im Freien zur Verfügung steht. Daß aber *Aspidistra* auch noch bei bedeutend schwächerem Lichte leben kann, zeigt folgende Zusammenstellung:

Tabelle 3.

15. Dezember 1926, trüber Tag, Messung im Palmenhaus.
A-Messung bei den am stärksten belichteten Stöcken.
B-Messung bei den am schwächsten belichteten Stöcken.

Zeit	A	B	B in % von A
13—15 h	11,4	0,64	5,6

Die am schwächsten belichteten Exemplare erhalten also nur ca. $^1/_{20}$—$^1/_{15}$ der Lichtmenge, die zu den am stärksten belichteten gelangt: das ist ca. $^1/_{250}$—$^1/_{200}$ des Lichtes, wie es im Freien einer Sonnenpflanze zur Verfügung steht.

In Wohnzimmern, in denen *Aspidistra* ja oft als Zierpflanze gehalten wird, ist die relative Luftfeuchtigkeit nicht so hoch wie in den Gewächshäusern und beträgt ca. 30—60 %. Die Temperatur ist etwas konstanter und hält sich zwischen 15—20° C, dürfte aber auch in Korridoren nur selten unter 10° sinken. Was die Stärke des Lichtes in Zimmern anbetrifft, so liegen hier Messungen von Wiesner (1907, S. 307 ff.) vor. Am Fenster haben wir nur $^1/_5$ des im Freien vorhandenen Lichtes, in 3 m Abstand vom Fenster noch $^1/_{25}$, in 6 m Abstand gar nur $^1/_{210}$.

Gut entwickelte Stöcke von *Aspidistra* sollen jedoch noch bei $^1/_{500}$ des Gesamtlichtes lange unverändert bleiben, dagegen nehmen die neu entstehenden Blätter nicht mehr die normale grüne Farbe an. Nach dem gleichen Autor (Wiesner, 1907, S. 112) gehört *Aspidistra* zu den „dunkelertragenden" Pflanzen, d. h. ihre ausgebildeten Blätter können sich wochenlang im Dunkeln normal erhalten; die dabei sich entwickelnden Blätter sind jedoch etioliert. Schon

Busch (1889) hatte gefunden, daß ein Blatt von *Plectogyne* (syn. mit *Aspidistra*), das pro m^2 623 mg Chlorophyll enthielt, dieses erst nach 40tägiger Verdunkelung verlor und gelb wurde; ein zweites Blatt war sogar nach 75tägiger Verdunkelung noch intensiv grün. Da hierbei Busch durch seine Versuche zu der Ansicht kam, daß das Chlorophyll als solches im Dunkeln sich beliebig lange unverändert erhalten kann, vorausgesetzt, daß dabei die Zelle selbst am Leben bleibt, würden diese Beobachtungen ebenfalls für eine starke Resistenz der *Aspidistra* gegen Dunkelheit sprechen.

Wir fügen zum Vergleich die Lichtbedürfnisse einheimischer Schattenpflanzen an (Wiesner, 1907, S. 138 und 165). *Hedera Helix* gedeiht noch bei $^1/_{50}$ des Gesamtlichtes, in Kultur bei $^1/_{60}$, läßt sich auch eine Zeitlang in noch schwächerem Lichte, ja sogar in der Dunkelheit halten; die Blüten werden aber erst bei viel stärkerem Licht (1—1/4,5) gebildet. Nach Messungen Wiesners in Tirol ging *Oxalis Acetosella* am tiefsten in den Schatten ($^1/_{70}$); ungefähr bei dieser Lichtintensität beginnt der „tote Waldschatten", in dem auch keine Laub- und Lebermoose mehr gefunden wurden. In den Tropen dagegen soll nach Wiesner der „tote Waldschatten" erst bei der Lichtintensität $^1/_{120}$ beginnen.

Der CO_2-Gehalt: Erscheinen also die Schattenpflanzen in bezug auf das Licht den Sonnenpflanzen gegenüber schlechter gestellt, so soll doch der Gehalt der Luft an CO_2 an den Standorten der Schattenpflanzen größer sein als im freien Felde, was bis zu einem gewissen Grade den Lichtmangel kompensieren könnte (Lundegårdh, 1924, S. 260ff. und 1925, S. 356ff.). Es schien mir deshalb wichtig, den Kohlensäuregehalt der Luft auch an den hiesigen Standorten von *Aspidistra* zu bestimmen und ihn mit demjenigen des offenen Gebietes zu vergleichen. Die erhaltenen Resultate sind im folgenden dargestellt; sie sind Mittelwerte aus zwei parallelen Messungen (Abweichung ca. 3%) und beziehen sich auf einen Liter trockener Luft von 0° C und 760 mm Druck.

Tabelle 4.

Messung im Freien; Luftentnahme 15 cm über dem Boden, welcher mit kurzem Rasen bedeckt ist.

Nr.	Datum	Zeit	Witterung	mg CO_2
1.	5. Oktober	16—17h	Neblig, am Schluß Dämmerung	0,56
2.	6. Oktober	9—10h	Neblig, später etwas Sonne	0,66
3.	6. Oktober	14—15h	Hell, sonnig	0,53

Tabelle 5.

Messung im Gewächshaus, Luftentnahme zwischen den *Aspidistra*-Stöcken in Höhe der Blätter, Boden aus lehmiger Erde, ohne Pflanzenreste.

Nr.	Datum	Zeit	Witterung usw.	mg CO_2
1.	6. Oktober	16—17 h	Anfangs Sonne, dann Schatten	0,62
2.	6. Oktober	18—19 h	Dämmerung, dann Dunkelheit	0,82
3.	7. Oktober	8—10 h	Nebliger Morgen, dann Sonne	0,67
4.	7. Oktober	12—14 h	Sonne, später beschattet	0,51
5.	7. Oktober	14—16 h	Schatten, aber noch hell	0,58

Der Kohlensäuregehalt steigt also mit Einbruch der Dunkelheit (Abnahme der Assimilation) und erreicht wohl sein Maximum kurz vor Sonnenaufgang. Am Morgen früh ist noch ein kleiner Überschuß vorhanden (normaler mittlerer Gehalt der Luft: 0,58 mg CO_2 i./l). Im geschlossenen Gewächshaus mag während der Nacht der CO_2-Gehalt auf das Doppelte steigen. Wie sich dagegen diese Verhältnisse am natürlichen Standort gestalten, läßt sich nach den obigen Messungen nicht beurteilen, da der Kohlensäuregehalt stark von der Bodenfeuchtigkeit und der Menge der im Boden enthaltenen Verwesungsstoffe abhängt, d. h. vom Vorhandensein günstiger Lebensbedingungen für die CO_2-bildenden Organismen. Eine höhere CO_2-Konzentration mag *Aspidistra* in Wohnzimmern zur Verfügung stehen, da die Anwesenheit von Personen den CO_2-Gehalt der Luft stark steigert, wie folgende Aufstellung zeigt.

Tabelle 6.

Messung im Laboratorium (ca. 150 m^3 Luftraum), Fenster geschlossen, keine Gasflamme, vor dem Versuch zwei Stunden gelüftet. 21. Oktober 1925.

Nr.	Zeit	Bemerkungen	mg CO_2
1.	10—12 h	Eine Person im Zimmer	1,07
2.	15—16 h	2—3 Personen im Zimmer	2,73

Der CO_2-Gehalt der Zimmerluft ist also ungefähr 4—5mal so groß wie im Gewächshaus, was natürlich zu einer Erhöhung der Assimilationsintensität führen muß.

Als charakteristische Eigenschaft von *Aspidistra* ergibt sich somit die Fähigkeit, mit wenig Licht auszukommen und Schwankungen der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit, auch in weiteren Grenzen, ohne Schädigung zu ertragen. Gerade deshalb eignet sich *Aspidistra* so gut als Zierpflanze unserer Zimmer.

Abschnitt II.

Zur Anatomie der Versuchspflanzen.

Durch Teilung der Rhizome zweier kräftiger *Aspidistra*-Pflanzen erhielt ich die nötige Anzahl Versuchspflanzen, die sich leicht weiterkultivieren ließen. Jede Teilpflanze besaß 2—4 Blätter, bildete aber im Verlaufe der Untersuchungen oft noch neue aus. Die Versuchspflanzen wurden im Gewächshaus unter den angegebenen Bedingungen gehalten; nur war die Belichtung für alle Pflanzen gleich stark und hielt sich in der Mitte der mitgeteilten Extremwerte.

Um die an *Aspidistra* gewonnenen Ergebnisse mit solchen anderer Gewächse vergleichen zu können, benutzte ich noch weitere Pflanzen:

1. *Hieracium Pilosella*, von der Reinacherheide bei Basel als Sonnenpflanze,

2. *Hedera Helix*, von einem schattigen Ort des botanischen Gartens als einheimische Schattenpflanze.

Bei letzterer wurden die Versuchspflanzen aus Stecklingen im Schatten herangezogen; bei *Hieracium Pilosella* dagegen benutzte ich die Ausläuferexemplare eines Stockes, die an offener Stelle in der Sonne kultiviert worden waren.

Da nach den Literaturangaben (s. Einleitung) Unterschiede in den physiologischen Leistungen dieser drei Versuchspflanzen zu erwarten waren, suchte ich auch nach Verschiedenheiten ihres anatomischen Baues; ich hoffte, dadurch *Aspidistra* auch in dieser Hinsicht charakterisieren zu können und vielleicht Anhaltspunkte für eine Erklärung der Unterschiede im Gaswechsel zu erhalten. Dabei wurden nur diejenigen Eigenschaften des anatomischen Baues berücksichtigt, die mit dem Gaswechsel in Beziehung stehen. In Tabelle 7 werden die Blattspreiten der drei Versuchspflanzen von verschiedenen Gesichtspunkten aus einander gegenübergestellt.

Tabelle 7.

	Fläche pro 1 g Frischgewicht (cm^2)	Wassergehalt in %	Anzahl der Blätter pro 1 dm^2 Fläche
Hedera, Schatten	69	67,4	ca. 5
Aspidistra	41	67,0	ca. $^1/_2$
Hieracium	29	79,3	ca. 19

Die erste Kolonne betr. die Oberflächenentwicklung $\left(\frac{cm^2}{g}\right)$ (Dietrich 1926) gibt einen Begriff von der verschiedenen Eignung der Blätter als lichtauffangende Organe. *Hedera* steht hier an der Spitze, indem sie mit der gleichen Substanzmenge (das Trockengewicht von *Aspidistra* und *Hedera* ist gleich groß) eine um ca. 68% größere Blattfläche hervorbringt als *Aspidistra*. Dies wird erreicht einerseits durch geringere Blattdicke, andererseits durch lockereren Bau des Blattes (s. Angaben über das Interzellularvolumen in Tabelle 8).

Beide Schattenpflanzen besitzen jedoch eine bedeutend größere Oberflächenentwicklung als die Sonnenpflanze *Hieracium*; dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß der Aufwand an Trockensubstanz für den Aufbau der Blattfläche bei der Sonnenpflanze geringer ist. Bei *Hieracium* beträgt nämlich die Trockensubstanz des Blattes 20,7% des Frischgewichtes, bei den beiden Schattenpflanzen ca. 33%.

Wenn wir den Wassergehalt der drei Versuchspflanzen betrachten, so erkennen wir deutliche Unterschiede zwischen der Sonnenpflanze *Hieracium* und den beiden Schattenpflanzen. *Hedera* und *Aspidistra* besitzen dagegen den gleichen Wassergehalt; doch scheinen bei ihnen in bezug auf die Schnelligkeit der Wasserabgabe Verschiedenheiten zu bestehen. Bringt man nämlich Schattenblätter von *Hedera* ins warme Zimmer, so welken sie bald und sind oft schon nach einem Tage dürr. Bei *Aspidistra* dagegen kann man auch nach längerer Zeit kein Schlaffwerden der Blätter bemerken, was vielleicht seine Ursache im festen Blattbau hat. Aber auch wenn wir das Blatt zerstückeln und in den $CaCl_2$-Exsikkator bringen (alle Pflanzen wurden zur Trockengewichtsbestimmung über $CaCl_2$ getrocknet), braucht man zehn und mehr Tage, bis das Blatt vollkommen getrocknet ist. Der Verschluß der Spaltöffnungen und die vielleicht geringe Durchlässigkeit der Epidermis für Wasser können als Ursache nicht allein in Betracht kommen, da ja das Blattinnere durch die Schnittflächen mit der Außenatmosphäre in Verbindung stand; ob jedoch die Konzentration des Zellsaftes oder die starke Adsorptionsfähigkeit der Zellwände für Wasser verantwortlich zu machen ist, kann ohne Versuche nicht entschieden werden.

In der letzten Kolonne wird versucht, die Größe der Blätter der Versuchspflanzen zu charakterisieren. Zu den Versuchen wurden bei *Aspidistra* nur ausgewachsene Blätter verwendet; bei den

Sprossen von *Hedera* und den Rosetten von *Hieracium* war es nicht zu vermeiden, daß auch einige jüngere Blätter mitbenützt wurden.

Tabelle 8.

Pflanze	Stomatazahl pro mm² oben	unten	Mittel	Interzellularvolumen
Hieracium	286	223	255	20 %
Hedera, Sonne	0	246	123	19 %
Hedera, Schatten	0	178	89	32 %
Aspidistra	1—2	55	28	19 %
(Curculigo)	0	96	48	
(Clivia)	0	25	13	

Die Angaben über die Stomatazahlen bieten hier wohl das meiste Interesse; sie zeigen die deutliche Abnahme der Spaltöffnungszahl vom Sonnenblatt gegen das Schattenblatt hin. *Aspidistra* mit 28 Stomata pro mm² steht unter den vier Versuchspflanzen an letzter Stelle, da auch das Schattenblatt von *Hedera* noch dreimal mehr Spaltöffnungen besitzt. Es fragt sich nun, ob diese weitgehende Reduktion der Spaltöffnungszahl als charakteristische Eigenschaft extremer Schattenpflanzen zu werten ist. Ich habe darum an weiteren extremen Schattenpflanzen *(Curculigo* und *Clivia)* Bestimmungen ausgeführt. *Curculigo* kann deswegen gut mit *Aspidistra* verglichen werden, weil sie von Wilson (1905) auch für die Standorte von *Aspidistra* angegeben wird. In der Tat zeigen *Curculigo* und *Clivia* ebenfalls eine geringe Stomatazahl, die jener von *Aspidistra* einigermaßen gleichkommt. Zu ähnlichen Resultaten gelangte auch Hofmann (1927); sie untersuchte die Anatomie der extremen Schattenpflanzen aus Höhlen und verglich sie mit derjenigen der Normalpflanzen. Für die Höhlenfarne ergab sich im Durchschnitt eine Verminderung der Stomatazahl von 53 % gegenüber den Normalformen, für die ca. 20 Phanerogamen eine solche von 65 %.

Während man für diese zartblätterigen Höhlenformen eventuell eine direkte CO_2-Diffusion durch die Epidermis annehmen kann, ist dies für *Aspidistra* und *Curculigo* wohl so gut wie ausgeschlossen; beide Pflanzen besitzen nämlich eine gut entwickelte Kutikula. Diese Tatsache, zusammen mit der geringen Spaltöffnungszahl, dem festen Bau des Blattes usw. könnten eventuell als Transpirationsschutz gedeutet werden; doch lassen die Angaben der Reisenden über das außerordentlich feuchte Klima (an den heißesten Tagen noch 40 % rel. Luftfeuchtigkeit) an den Standorten dieser Pflanzen eine solche Deutung kaum zu. Es scheint viel eher, als ob diese

starke Reduktion der Stomatazahl für die Atmung und Assimilation eine Bedeutung habe, indem die Trägheit des Gaswechsels, wenigstens zum Teil, dadurch bedingt sein könnte.

Was das Interzellularvolumen anbetrifft, so besitzt *Aspidistra* mit 19% einen ähnlichen Wert, wie er einheimischen Sonnenpflanzen zukommt; dies geht schon aus der kurzen Tabelle 8 hervor. Aber auch Lohr (1919) gibt in seinen umfassenden Untersuchungen über Alpen- und Ebenenpflanzen als charakteristischen Wert für das Interzellularvolumen von Sonnenpflanzen „weniger als 21%" an.

In bezug auf die Ausbildung des Interzellularsystems gehören die Blätter von *Aspidistra* nach der Terminologie Negers (1918) zum homobarischen Typus, d. h. die Interzellularen bilden zusammenhängende Gänge und nicht einzelne gegeneinander abgeschlossene Kammern. Diese Tatsache ist für einen raschen Gasaustausch im Innern des Blattes von Bedeutung.

Von weiteren Eigentümlichkeiten im Bau des *Aspidistra*-Blattes sei noch folgende erwähnt, auf die auch Senn (1908, Abb. S. 110 und 323) hinweist: Die Assimilationszellen sind parallel zur Blattfläche und senkrecht zur Längsrichtung des Blattes gestreckt, so daß das Assimilationsgewebe auf Querschnitten durch das Blatt den Eindruck von Schwammparenchym macht. Eine ähnliche schwammparenchymatische Ausbildung des Assimilationsgewebes kommt nach Stahl (1880) auch gewissen einheimischen Schattenpflanzen, wie *Oxalis Acetosella* und *Mercurialis perennis*, zu, während Hofmann (1927) für die in Höhlen wachsenden Formen sogar das Fehlen der Palisadenzellen feststellte. Immerhin kann diese spezielle Ausbildung des Assimilationsgewebes nicht als Eigentümlichkeit der Blätter extremer Schattenpflanzen angesehen werden, da nach Angaben bei Meyer (1923, S. 22) diese spezielle Ausbildung des trophischen Gewebes z. B. auch *Gladiolus segetum*, *Iris germanica*, *Ginkgo biloba* usw. zukommt.

Hier mag auch die Tatsache erwähnt werden, daß *Aspidistra* im Gegensatz zu *Hedera* und *Hieracium* eine „Zuckerpflanze" ist; durch die Jodprobe läßt sich nämlich nur in den Schließzellen der Spaltöffnungen Stärke nachweisen. Nach Analysen Weevers (1924) enthalten grüne Blatteile einer variegaten Form von *Aspidistra elatior* nach einem sonnigen Tag im September 0,4% reduzierende Zucker und 0,6% Saccharose, Blätter von *Hedera* 1% reduzierende Zucker und 2,5% Saccharose (diese Zahlen beziehen sich auf das Trockengewicht).

Abschnitt III.

Methodisches zu den Gaswechselversuchen.

A. Versuchsmethodik.

Bei der Zusammenstellung der Apparatur für die Gaswechselversuche war vor allem der Gedanke maßgebend, die Pflanzen unter möglichst natürlichen Bedingungen zu untersuchen. Deshalb wurden die Untersuchungen im Luftstrome vorgenommen und nur ganze Pflanzen verwendet. Bei Versuchen mit ganzen Pflanzen ist eine natürliche Ableitung der Assimilate wie auch Zufuhr der Nährsalze und des Wassers garantiert, was bei Dauerversuchen sehr wichtig ist. Ich ließ daher die Assimilationsorgane in Verbindung mit den unterirdischen Teilen, und, wo es anging *(Aspidistra, Hedera)*, blieben die Pflanzen eingetopft; in diesem Falle wurden die Assimilationsorgane, die untersucht werden sollten, einfach gasdicht in einen Rezipienten eingeschlossen. Bei *Hieracium Pilosella* mußte wegen ihres Rosettenwuchses die ganze Pflanze in den Rezipienten gesetzt werden; die Wurzeln wurden sauber von der anhaftenden Erde befreit und tauchten in eine schwache Nährlösung.

I. Der Rezipient.

Die von mir verwendeten Rezipienten bestehen aus rechteckigen Küvetten von weißem Glas, deren Form so ausgewählt wird, daß neben der eingeschlossenen Pflanze möglichst wenig freier Raum bleibt. Die Küvetten werden mit einer geschliffenen Glasplatte abgeschlossen, die nebeneinander drei Löcher besitzt. Durch die mittlere ca. 2 cm weite Öffnung wird der Sproß von *Hedera* oder das dütenförmig zusammengedrehte Blatt von *Aspidistra* gezogen. Mit einiger Sorgfalt gelingt dies leicht und ohne Schädigung der Pflanze, wie Vorversuche bewiesen. Hierauf wird die Öffnung mit Plastilin verschlossen, das an den Blattstiel oder den Sproß sehr gut anschließt (eine Veränderung der CO_2-Konzentration durch das Plastilin konnte nicht festgestellt werden, weshalb das anfängliche Überstreichen mit Kakaobutter aufgegeben wurde). Diese Art des Montierens kann natürlich nur mit Pflanzen vorgenommen werden, die feste Blattstiele oder starke Sprosse haben; weichere Pflanzenteile würden durch den Druck beim Abdichten geschädigt. In die beiden andern Öffnungen der Glasplatte werden mit Hilfe

von Gummistopfen Zuleitungs- und Ableitungsröhren für die Luft eingedichtet; ihre Anordnung und Größenverhältnisse sind aus Figur 1 ersichtlich.

Das *Aspidistra*-Blatt wird durch einen Drahtständer in paralleler Lage zur vorderen Küvettenwand gehalten, also senkrecht zur Haupteinfallsrichtung des Lichtes. Da bei Versuchen mit dieser Pflanze nur ein Blatt benutzt werden konnte, wurden die übrigen unter der Glasplatte herausgebogen; Schalen mit Wasser sorgten für die erforderliche Feuchtigkeit der Luft (s. Fig. 1).

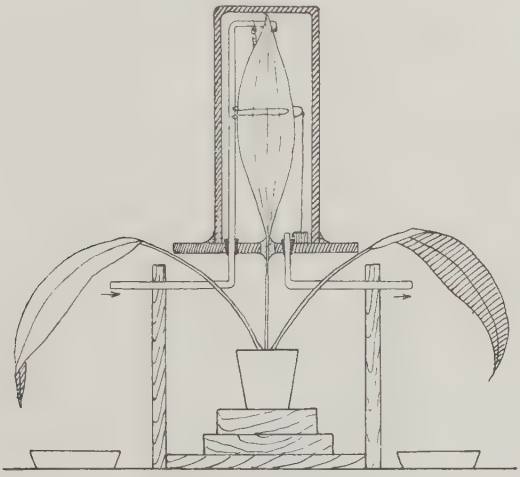

Fig. 1.
Schematische Darstellung des Rezipienten mit der zum Versuch hergerichteten *Aspidistra*.

Temperaturmessung: Leider konnte nur die Lufttemperatur im Rezipienten am freihängenden, beschatteten Thermometer abgelesen werden und nicht, wie es richtiger wäre, die Blattemperatur selbst.

Temperaturkonstanz: Ein Thermostat von der nötigen Größe stand mir nicht zur Verfügung; so mußte eben das Versuchszimmer (Dunkelzimmer im Keller, ohne Fenster) dessen Funktion übernehmen. Tatsächlich bleibt die Temperatur dieses Raumes während langer Zeit innerhalb 0,5° C konstant. Elektrische Öfen gestatten eine Steigerung der Temperatur auf etwa 25° C; bei geschickter Handhabung der Heizung und der Lüftung kann auch dann die Temperatur im Rezipienten innerhalb 1° C konstant gehalten werden.

Feuchtigkeit: Die relative Luftfeuchtigkeit im Rezipienten wird durch einen in die Apparatur eingeschalteten Befeuchter auf ca. 90% gehalten.

2. Der schädliche Raum.

Im folgenden soll auf eine Erscheinung aufmerksam gemacht werden, die bei Versuchen im Luftstrom („Kohlensäuredifferenzmethode") eine wichtige Rolle spielt, nämlich auf den schädlichen Raum. So heißt der Hohlraum der Apparatur, der von der Pflanze nicht ausgefüllt wird (Rezipient, Zuleitung usw.). Sein schädlicher Einfluß besteht darin, daß er die rasche Einstellung der Gleichgewichtskonzentration zwischen dem CO_2 des Luftstromes und dem CO_2 verzögert, das von der Pflanze verbraucht oder produziert wird; die Atmungs- und Assimilationswerte des ersten Versuchsintervalles enthalten deshalb von vornherein einen Fehler, der nur physikalisch bedingt ist. Dieser Fehler ist umso geringer, je kleiner der schädliche Raum ist. Aus diesem Grunde füllten Willstätter und Stoll (1918, S. 207) ihren Rezipienten mit zugeschmolzenen Glasröhren auf; auch Kostytschew (1924, S. 26) verlangt, daß das Pflanzenmaterial den Rezipienten möglichst ausfülle. Es ist jedoch bei Verwendung ganzer Pflanzen meist schwierig, dieser Forderung zu genügen.

Pfeffer (1885, S. 640) hat bei Gelegenheit der Herausgabe einer Arbeit seines Schülers Wilson bereits auf die Bedeutung des schädlichen Raumes hingewiesen. Obwohl er diese Frage nicht weiter theoretisch behandelt, betont er doch die Notwendigkeit der Konstanz des Luftstromes und stellt fest, daß die Messungen erst dann richtige Werte annehmen, wenn sich der stationäre Zustand (entspricht unserer Gleichgewichtskonzentration) eingestellt hat[1]).

In den neuen mir bekannten Arbeiten, welche die Pflanzen im Luftstrom untersuchen, wird jedoch die Frage des schädlichen Raumes nicht aufgegriffen; einzig Willstätter und Stoll (1918) weisen darauf hin und machen auf die Änderung der Resultate aufmerksam. Die Nichtbeachtung oder Unterschätzung dieser Frage

1) Da mir die betreffende Arbeit erst nach Abschluß meiner Untersuchungen und Fertigstellung meines Manuskriptes in die Hände kam, wurde der folgende Abschnitt in seiner ursprünglichen Fassung gelassen, obwohl Pfeffer, wie oben mitgeteilt, bereits auf einige bedeutsame Punkte bei der Verwendung der „Kohlensäuredifferenzmethode" aufmerksam gemacht hatte. (Siehe auch Johannsen 1885.)

mag daher rühren, daß man ihr vorwiegend theoretische und zu wenig praktische Bedeutung zuschreibt. Dazu ist man jedoch keineswegs berechtigt; denn die Größe des schädlichen Raumes zusammen mit der Menge der Luft, die in der Zeiteinheit durch die Apparatur geht, bestimmen, wie später ausgeführt werden soll, den Zeitpunkt, bei dem die Messung begonnen werden darf.

Willstätter und Stoll bestimmten diesen Zeitpunkt experimentell; ihre Zahlen zeigen auch, wie sehr die „Assimilationswerte" des ersten Intervalls infolge des Einflusses des schädlichen Raumes von den späteren abweichen (oft 50%). Eine besondere Bedeutung kommt diesem Fehler dann zu, wenn man für die dadurch bedingten Abweichungen nach biologischen Ursachen sucht.

Da nun aber bei meiner Apparatur der schädliche Raum ziemlich groß blieb, suchte ich den sich ergebenden Fragen nachzugehen, um womöglich die Gesetzmäßigkeiten aufzufinden, die einen Einblick in den Einfluß des schädlichen Raumes auf die Resultate und in die Abhängigkeit seines Einflusses von bestimmten Faktoren erlauben. Für die Praxis der Gaswechselversuche ergab sich speziell die Aufgabe, den Einfluß des schädlichen Raumes auszuschalten oder doch stark zu verringern.

Es zeigte sich bald, daß, um allgemein gültige Schlüsse zu erhalten, die experimentell verwertbar waren, eine mathematische Behandlung der Fragen am meisten Aussicht auf Erfolg hatte. Mein Freund, Herr Dr. Franz Leuthardt, übernahm diese Arbeit; ich möchte ihm für seine wertvolle Hilfe auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen.

a) Theoretischer Teil.

Die Messung der Assimilation oder Atmung im Luftstrome beruht auf folgendem Prinzip:

Man bringt die Pflanze in einen Rezipienten, schickt eine bestimmte Menge Kohlensäure hinein (Luft von bekanntem CO_2-Gehalt) und mißt die austretende Menge Kohlensäure.

Es ist klar, daß der Verbrauch oder die Produktion im Rezipienten dann und nur dann gleich der Differenz zwischen ein- und austretender Kohlensäuremenge ist, wenn während des Versuches die Konzentration im Rezipienten konstant bleibt. Denn steigt sie, so bleibt ein Teil der gebildeten Kohlensäure im Rezipienten, wird somit als Verbrauch in Rechnung gestellt, sinkt sie, so wird ein

Teil der Kohlensäure, die sich im Rezipienten befand, herausgespült, wird somit als Produktion gemessen.

Deshalb handelt es sich in erster Linie darum, die Bedingungen festzustellen, unter denen man die Konzentration als konstant ansehen darf. Es sei

v = das Volumen des schädlichen Raumes (ca. Vol. des Rezip.),
u = das in der Zeiteinheit durchgehende Gasvolumen,
a = die im Rezipienten in der Zeiteinheit verbrauchte oder produzierte Kohlensäuremenge (negativ oder positiv),
m = die aus dem Rezipienten während der Versuchsdauer t_0 bis t ausgetretene Kohlensäuremenge,
n = die während der Zeiteinheit in den Rezipienten eingetretene Menge CO_2.

Wir nehmen an, die Konzentration der Kohlensäure sei so klein, daß sich das Volumen des Gasgemisches nicht merklich ändert, wenn man sie daraus entfernt.

Die Summe der im Rezipienten während der kleinen Zeit dt produzierten (oder verbrauchten) und der während derselben Zeit in den Rezipienten eintretenden Kohlensäure zerfällt in zwei Teile. Der eine verläßt den Rezipienten und wird als dm gemessen; der andere erhöht die Konzentration c der Kohlensäure im Rezipienten um dc; er mißt also $v \cdot dc$. Es gilt daher die Beziehung

$$(a + n)\, dt = v \cdot dc + dm. \qquad 1)$$

Ferner kann man die Veränderung von c während des kleinen Zeitintervalls gegen c vernachlässigen, d. h. c als konstante Größe ansehen. Der Gasstrom führt während dieser Zeit also die Kohlensäuremenge

$$dm = u \cdot c\, dt \qquad 2)$$

aus dem Rezipienten fort. Eliminiert man dm aus diesen Gleichungen, so erhält man zur Bestimmung von c folgende Differenzialgleichung:

$$v \cdot \frac{dc}{dt} + u \cdot c = a + n. \qquad 3)$$

Das allgemeine Integral dieser Gleichung lautet:

$$c = \frac{a + n}{u} + k e^{-\frac{u}{v} t}.$$

Die Integrationskonstante k bestimmen wir dahin, daß zur Zeit $t = 0$ die Konzentration im Rezipienten den Wert c_0 haben soll. Wir finden

$$c = \frac{a + n}{u}\left(1 - e^{-\frac{u}{v} t}\right) + c_0\, e^{-\frac{u}{v} t}. \qquad 4)$$

Nennen wir nun die pro Zeiteinheit assimilierte Menge Kohlensäure A, die durch Atmung produzierte R (beide Größen seien zeitlich konstant), die Konzentration des CO_2 im eintretenden Luftstrom c', so gilt

$$a = R - A$$
$$n = u \cdot c'.$$

Die Gleichung 4) geht über in

$$c = \frac{R - A + u\,c'}{u}\left(1 - e^{-\frac{u}{v}t}\right) + c_0 e^{-\frac{u}{v}t}. \qquad 4a)$$

Wie man sieht, konvergiert c für $t = \infty$ gegen den Wert

$$\frac{R - A}{u} + c';$$

das ist eine Größe, die mit R, A, u und c' konstant ist. Es fragt sich nun, von welchem Zeitpunkt an c praktisch als konstant betrachtet werden darf, das heißt, von welchem Wert von t weg man die zeitliche Veränderung von c gegenüber c vernachlässigen darf. Man findet

$$\frac{dc}{dt} = \left(\frac{R - A}{u} + c' - c_0\right)\frac{u}{v}e^{-\frac{u}{v}t} = \left[\frac{R - A}{v} + (c' - c_0)\frac{u}{v}\right]e^{-\frac{u}{v}t}.$$

Wie man sieht, hängt dies wesentlich vom Quotienten $\frac{u}{v}$ ab, weil praktisch $c' - c_0$ immer gleich Null gemacht werden kann (siehe unten: Spülen). Je größer dieser Quotient ist, desto rascher konvergiert der obige Ausdruck gegen Null.

Die Konstanz der Größen c' und u hat der Experimentator in der Hand. Daß A und R, Assimilation und Atmung, während der Versuchsdauer konstant bleiben, ist eine Annahme, deren Richtigkeit in jedem einzelnen Falle durch Versuche entschieden werden muß. Unter Annahme der Konstanz von c berechnet sich die im Rezipienten pro Zeiteinheit produzierte oder verbrauchte Menge CO_2 einfach zu

$$R - A = m - c'\,u, \qquad 5)$$

wenn m die pro Zeiteinheit im Absorptionsapparat niedergeschlagene Kohlensäuremenge bedeutet.

Um praktisch die Konstanz von c zu erzielen, ist es also nötig, vor Beginn des Versuches bei den während desselben realisierten Bedingungen den Luftstrom eine gewisse Zeit durch den Rezipienten hindurchzuschicken. Die Länge dieser Zeit hängt vom Verhältnis $\frac{u}{v}$ ab.

Für Versuche, bei denen man der Pflanze eine bestimmte CO_2-Konzentration darbieten will, ist ferner zu beachten, daß im Rezipienten nicht die Konzentration des eintretenden, sondern des austretenden Luftstromes herrscht, nämlich

$$c = \frac{R - A}{u} + c'. \qquad 5a)$$

In Wirklichkeit tritt die Konstanz der Konzentration erst nach unendlich langer Zeit ein. Nehmen wir sie schon nach Ablauf einer endlichen Zeit als konstant an, so entsteht in den Resultaten ein systematischer Fehler; wir können ihn auf folgende Weise abschätzen: Wir eliminieren aus den Gleichungen 1) und 2) die Variable c und erhalten dadurch für m folgende Differenzialgleichung:

$$\frac{v}{u} \cdot \frac{d^2m}{dt^2} + \frac{dm}{dt} = (a - n).$$

Ihr allgemeines Integral lautet:

$$m = (a + n)\,t + k_1 e^{-\frac{u}{v}t} - k_2.$$

Die Konstante k_1 bestimmen wir dahin, daß zur Zeit $t = 0$ die Konzentration im Rezipienten c_0 betragen soll, die Konstante k_2 dadurch, daß zur Zeit $t = t_0$ die Größe m verschwinden soll, d. h., die austretende Kohlensäure wird nicht von Beginn des Versuchs, sondern erst vom Zeitpunkt $t = t_0$ an gemessen. Wir erhalten den Ausdruck:

$$m = (R - A + c'u)\,(t - t_0) - \frac{v}{u}\left[R - A + u\,(c' - c_0)\right]\left(e^{-\frac{u}{v}t_0} - e^{-\frac{u}{v}t}\right). \qquad 6)$$

Setzen wir $t - t_0$ gleich der Einheit (Versuchsdauer), ferner, was praktisch immer möglich ist, $c' = c_0$, d. h. zu Beginn des Versuchs die CO_2-Konzentration im eintretenden Luftstrom und im Rezipienten einander gleich, und lösen die Gleichung nach $R - A$ auf, so finden wir:

$$R - A = (m - c'u) \cdot \frac{1}{1 - \left(\frac{v}{u}e^{-\frac{u}{v}t_0} - \frac{v}{u}e^{-\frac{u}{v}t}\right)}. \qquad 6a)$$

Dieser Ausdruck für $R - A$ geht in 5) über (gewöhnliche Art der Berechnung), wenn der Faktor $1 - \frac{v}{u}\left(e^{-\frac{u}{v}t_0} - e^{-\frac{u}{v}t}\right)$ gleich 1 wird. Es handelt sich also wesentlich um das Verschwinden des

Terms $\frac{v}{u} \cdot e^{-\frac{u}{v}t_0}$; denn wenn man diesen vernachlässigen kann, so darf man sicher auch den andern $\frac{v}{u} e^{-\frac{u}{v}t}$ vernachlässigen, da nach Annahme $t_0 < t$ ist. Wir setzen in der Praxis stets

$$R - A = m - c'u.$$

Der wahre Wert ist also um weniger als $(m - c'u) \frac{v}{u} e^{-\frac{u}{v}t_0}$ größer, als der aus den Analysen berechnete. Der Fehler, in Prozenten des letzteren ausgedrückt, beträgt daher:

$$\triangle < 100 \frac{v}{u} e^{-\frac{u}{v}t_0} \%. \qquad 7)$$

b) Praktischer Teil.

Hier sollen diejenigen Punkte aus dem theoretischen Teil herausgegriffen werden, die für die Durchführung von Gaswechselversuchen wichtig sind. Um Werte zu erhalten, die unabhängig sind von den Einflüssen des schädlichen Raumes, muß folgende Forderung erfüllt sein:

Konstanz des CO_2-Gehaltes im Rezipienten während des Versuches!

Um dieser Forderung Genüge leisten zu können, müssen folgende Bedingungen erfüllt sein:

1. Konstanz des CO_2-Gehaltes im eintretenden Luftstrom.

Um diese zu erreichen, wird am besten komprimierte Luft verwendet, deren CO_2-Gehalt konstant bleibt. (Ist dies bei Versuchen im Freien nicht möglich, so muß die Luft wenigstens aus einiger Höhe über dem Erdboden genommen werden, damit die Schwankungen im CO_2-Gehalt nur gering sind.)

2. Konstanz der Geschwindigkeit des Luftstromes.

Bei Verwendung von komprimierter Luft erreicht man die Konstanz mit Hilfe eines guten Reduzierventils; im Freien können Aspiratoren verwendet werden, die nach dem Prinzip der Mariotteschen Flasche konstruiert sind. In beiden Fällen dient zur Kontrolle der Geschwindigkeit ein Strömungsmanometer.

3. Konstanz der Versuchsbedingungen: Temperatur, Lichtintensität usw.

Während des Versuches wird ja schon aus biologischen Gründen diese Konstanz angestrebt, um die Leistung der Pflanze gleichmäßig zu gestalten; sie wurde deshalb hier nur der Vollständigkeit halber erwähnt.

4. Einschaltung einer Vorperiode vor jedem Versuch.

Nach jeder Änderung der biologischen Bedingungen, welche Atmung oder Assimilation beeinflussen, wie Übergang zu anderen Lichtintensitäten, Temperaturen usw., muß eine Vorperiode eingeschaltet werden, da ja die Messung erst dann begonnen werden darf (s. theoret. Teil), wenn sich das Gleichgewicht zwischen dem eintretenden und dem im Rezipienten gebildeten resp. verbrauchten CO_2 eingestellt hat, d. h., wenn also der CO_2-Gehalt im Rezipienten praktisch konstant geworden ist. Die Länge dieser Vorperiode hängt vom Verhältnis $\frac{u}{v}$ ab, da sich die Konstanz um so schneller einstellt, je größer der Quotient aus $\frac{u}{v}$ ist. Zur Illustration dieser Abhängigkeit mögen folgende Kurven dienen (s. Fig. 2).

P_1, P_2, P_3 bedeuten Punkte gleichen Abstandes von der Asymptote, d. h. gleicher Abweichung von der Gleichgewichtskonzentration; Z_1, Z_2, Z_3 sind die dazugehörigen Zeiten (Länge der Vorperioden). Die große Bedeutung von $\frac{u}{v}$ für die Dauer der Vorperiode geht deutlich aus folgenden Zahlen hervor:

$\frac{u}{v}$	3	10	30
Z	1	0,16	0,04.

Der Experimentator hat es in der Hand, $\frac{u}{v}$ in weiten Grenzen zu variieren; doch ist für v ein Minimum gegeben durch die Größe der Pflanze (wenn der Hauptteil des schädlichen Raumes auf den Rezipienten entfällt, so kann v dem Volumen des Rezipienten gleichgesetzt werden), für u ein Maximum durch die Absorptionsfähigkeit der Absorptionsapparate für Wasser (Trocknen des Luftstromes) und für Kohlensäure. Im allgemeinen wird es aus Zeitgewinn angenehm sein, die Vorperiode möglichst kurz zu wählen;

stellt sich jedoch die Pflanze auf Änderung der äußeren Bedingungen nur langsam ein, so ist eine längere Vorperiode aus biologischen Gründen von Vorteil.

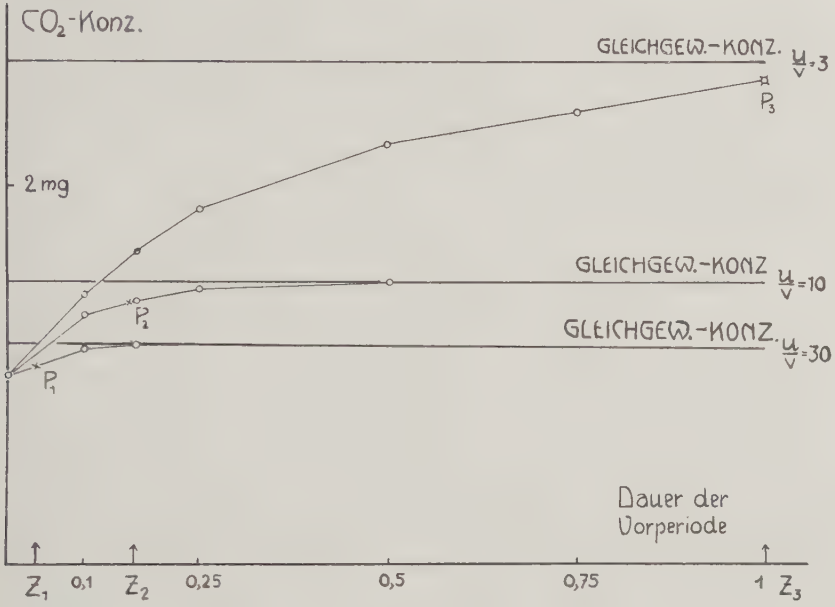

Fig. 2.
Steigerung der CO_2-Konzentration während der Vorperiode, berechnet für eine Atmung von 5 mg CO_2 pro Zeiteinheit.

Tabelle 9.

Werte von $\frac{v}{u} e^{-\frac{u}{v} t_0}$ für verschiedene Werte von $\frac{u}{v}$ und t_0.

$\frac{u}{v}$ \ t_0	$^1/_{10}$	$^2/_{10}$	$^3/_{10}$	$^4/_{10}$	$^5/_{10}$	1	2
1	0,9048	0,8187	0,7408	0,6704	0,6066	0,3679	0,1353
2	0,4095	0,3352	0,2744	0,2247	0,1840	0,0677	0,0092
3	0,2469	0,1829	0,1355	0,1004	0,0743	0,0166	0,0008
4	0,1715	0,1123	0,0753	0,0505	0,0338	0,0046	0,0001
5	0,1213	0,0736	0,0446	0,0271	0,0164	0,0014	0,0000
6	0,0915	0,0502	0,0276	0,0151	0,0083	0,0004	0,0000
7	0,0709	0,0352	0,0175	0,0087	0,0043	0,0001	0,0000
8	0,0562	0,0252	0,0113	0,0051	0,0023	0,0000	0,0000
9	0,0452	0,0184	0,0092	0,0030	0,0012	0,0000	0,0000
10	0,0368	0,0135	0,0050	0,0018	0,0007	0,0000	0,0000
12	0,0251	0,0076	0,0023	0,0007	0,0002	0,0000	0,0000
15	0,0149	0,0033	0,0007	0,0002	0,0000	0,0000	0,0000

Tabelle 9 erlaubt nun für jedes praktisch in Betracht kommende Verhältnis von $\frac{u}{v}$ und für verschieden lange Vorperioden den prozentualen Fehler des gefundenen Atmungs- oder Assimilationswertes abzulesen. Nach Formel 7) des theoretischen Teils ist dieser Fehler kleiner als das Hundertfache des der Tabelle entnommenen Wertes.

In der Tabelle ist die Vorperiode t_0 in Bruchteilen der Zeiteinheit (Versuchsdauer) angegeben, auf die sich auch u bezieht.

Beispiel: $\frac{u}{v} = 8$, Vorperiode $t_0 = {}^8/_{10}$; nach der Tabelle wird der Fehler kleiner als $100 \cdot 0{,}0113\ \%$, also kleiner als $1{,}1\ \%$.

Die gleiche Tabelle kann auch dazu dienen, die Länge der Vorperiode zu bestimmen (was hauptsächlich für die Praxis in Betracht kommt), wenn $\frac{u}{v}$ und die maximale Größe des erlaubten Fehlers gegeben sind.

Beispiel: Gegeben: $u = 5$ l, $v = {}^1/_2$ l, erlaubter Fehler $2\ \%$.
Gesucht: Vorperiode t_0.

Für $\frac{u}{v} = 10$ finden wir in der Tabelle als kürzeste Vorperiode, die einen Fehler kleiner als $2\ \%$ (nämlich $1{,}35\ \%$) hat, die Zeit $t_0 = {}^2/_{10}$.

Zur Durchführung dieser Vorperiode ist folgendes zu bemerken: Während der Dauer der Vorperiode muß die zu untersuchende Pflanze unbedingt unter den gleichen Versuchsbedingungen gehalten werden, denen sie während des eigentlichen Versuches ausgesetzt ist.

5. Gleichheit des CO_2-Gehaltes im Rezipienten und im eintretenden Luftstrom zu Beginn des Versuches.

Im theoretischen Teil wurde bei Aufstellung der Formeln die Annahme gemacht, daß der Konzentrationsunterschied zwischen dem CO_2 des eintretenden Luftstromes und dem CO_2 des Rezipienten Null sei ($c' = c_0$). Dies herbeizuführen ist experimentell möglich und deshalb wichtig, weil im allgemeinen der Konzentrationsunterschied nicht bekannt ist, und nur dadurch, daß man ihn experimentell zum Verschwinden bringt, die Dauer der Vorperiode abgeschätzt werden kann.

Vor jeder Vorperiode muß darum der Rezipient mit einem kräftigen Strom der Versuchsluft gespült werden („Spülen"), da-

mit der anfänglich bestehende Konzentrationsunterschied ε praktisch verschwindet. Die Rechnung zeigt, daß der Konzentrationsunterschied nach Ablauf der Zeit t noch $\varepsilon\, e^{-\frac{u}{v}t}$ beträgt, wo u und v die oben angegebene Bedeutung haben. Aus Tabelle 10 kann die Dauer des Spülens t abgelesen werden; sie ist in Bruchteilen der Zeiteinheit angegeben, auf die sich auch u bezieht.

Tabelle 10.

Werte von $\varepsilon\, e^{-\frac{u}{v}t}$ für $\varepsilon = 1$.

$\frac{u}{v}$ \ t	1/10	1/6	1/4	1/2	3/4	1
50	0,007	—	—	—	—	—
30	0,050	0,007	0,001	0,000	—	—
15	0,223	0,082	0,023	0,001	0,000	—
10	0,368	0,189	0,082	0,007	0,000	—
5	0,607	0,435	0,286	0,082	0,024	0,007
3	0,740	0,607	0,471	0,223	0,105	0,050

Die Tabelle zeigt, daß in gleicher Zeit der Konzentrationsunterschied um so schneller ausgeglichen wird, je größer der Quotient aus $\frac{u}{v}$, also je kräftiger der Luftstrom ist.

Selbst wenn man alle äußeren Faktoren während des Versuches konstant hält, so kann sich Atmung und Assimilation wegen des Einflusses der Stomataweite, der Menge des Atmungsmaterials, der Ermüdung der Chloroplasten usw. doch ändern, d. h. ab- oder zunehmen. Diese Änderungen in der Intensität des Gaswechsels kann der Experimentator nicht verhindern; es fragt sich nun, wie groß der Fehler ist, den die auf diese Weise erzeugte Inkonstanz des CO_2-Gehaltes innerhalb des Rezipienten in den CO_2-Bestimmungen verursacht.

Bei der Besprechung des Einflusses des schädlichen Raumes auf die Messung stellten wir im theoretischen Teil fest, daß sich eine Mehrproduktion an CO_2 im Rezipienten nicht sofort auch im Absorptionsapparat bemerkbar macht, da zuerst der schädliche Raum „gefüllt“ werden muß; ebenso merkt man eine plötzliche Verminderung der CO_2-Produktion nicht sofort an der Abnahme des CO_2 im austretenden Luftstrom, da der schädliche

Raum CO_2 abgibt, bis seine Kohlensäurekonzentration der neuen Gleichgewichtskonzentration entspricht. Mit anderen Worten, eine Veränderung in der Intensität des Gaswechsels macht sich später bemerkbar, als sie eintritt: die durch die Analyse ermittelte Veränderung hinkt zeitlich hinter der tatsächlichen Veränderung nach (ungefähr um die Dauer der Vorperiode). Die wahre Atmungsintensität in einem bestimmten Zeitpunkte ist also bei „fallender Atmung" kleiner, bei „steigender Atmung" größer als die gemessene; das Analoge ist der Fall bei der Assimilation. Obwohl wir also den Sinn kennen, in welchem der gemessene CO_2-Wert verändert wird, können wir doch über die zahlenmäßige Größe dieser Veränderung nichts aussagen, was allgemeine Gültigkeit hätte. Die Abweichung des gemessenen vom wahren Wert ist aber selbstverständlich umso geringer, je weniger die Atmung oder Assimilation während des Versuches schwankt, außerdem aber, und das ist für die Durchführung der Versuche wichtig, je größer der Quotient aus $\frac{u}{v}$ ist. Je größer der Quotient aus $\frac{u}{v}$ ist, umso schneller stellt sich die neue Gleichgewichtskonzentration ein, umso geringer ist also auch der zeitliche Abstand zwischen wahrem und gemessenem („nachhinkendem") Wert. Diese Folgerung ist darum wichtig, weil jede Messung des CO_2-Gehaltes im Luftstrom zeitlich begrenzt ist und nicht den ganzen Verlauf des Gaswechsels, sondern immer nur einen zeitlichen Ausschnitt (Versuchsintervall) umfaßt.

3. Apparatur.

Es galt nun eine Apparatur zusammenzustellen, die den oben genannten Forderungen genügt. Einzelne Angaben wurden schon bei den als notwendig erkannten Bedingungen gemacht. Unter den in der Literatur geschilderten Apparaturen schien die von Willstätter u. Stoll (1918) beschriebene für meine Zwecke am besten geeignet; ich habe sie denn auch im Prinzip übernommen und nur meinen Bedingungen angepaßt.

An Hand der Fig. 3, die eine schematische Ansicht (einzelne Apparaturteile, wie Bombe, Flaschen, U-Röhren usw., sind des besseren Verständnisses wegen in die Grundrißebene geklappt) meiner Apparatur darstellt, sollen die einzelnen Bestandteile kurz besprochen werden.

Die Versuchsluft wird einer Bombe *(B)* entnommen, in der sie unter dem Anfangsdruck von 150 Atm. komprimiert ist. Ein Reduzierventil *(RV)* gestattet die Geschwindigkeit des Ausflusses in weiten Grenzen zu variieren und die einmal eingestellte Geschwindigkeit während langer Zeit konstant zu halten. Nach diesem Ventil gabelt sich die Leitung, damit während des „Spülens" das Strömungsmanometer ausgeschaltet werden kann. Während der Vorperiode und der Versuche geht jedoch die Luft durch das Strömungsmanometer *(M)* zur Kontrolle der Geschwindigkeit und ihrer Konstanz. Das Strömungsmanometer ist auf die bei den Versuchen vorkommenden Geschwindigkeiten geeicht; als Sperrflüssigkeit verwendete ich Wasser, da mir Quecksilber zu geringe Ausschläge gab. Im anschließenden Befeuchter *(Bf)* wird die Luft gewaschen und feucht gemacht; er besteht aus einem unter dem Namen $CaCl_2$-Turm bekannten Glasgefäß, dessen Sockel mit Wasser, dessen Turm mit feuchter Glaswolle gefüllt ist, die durch die Blasen und Spritzer ständig feucht gehalten wird. Hinter dem Befeuchter fügt sich die Zweigleitung *(II)* der Hauptleitung ein. Die Zweigleitung geht

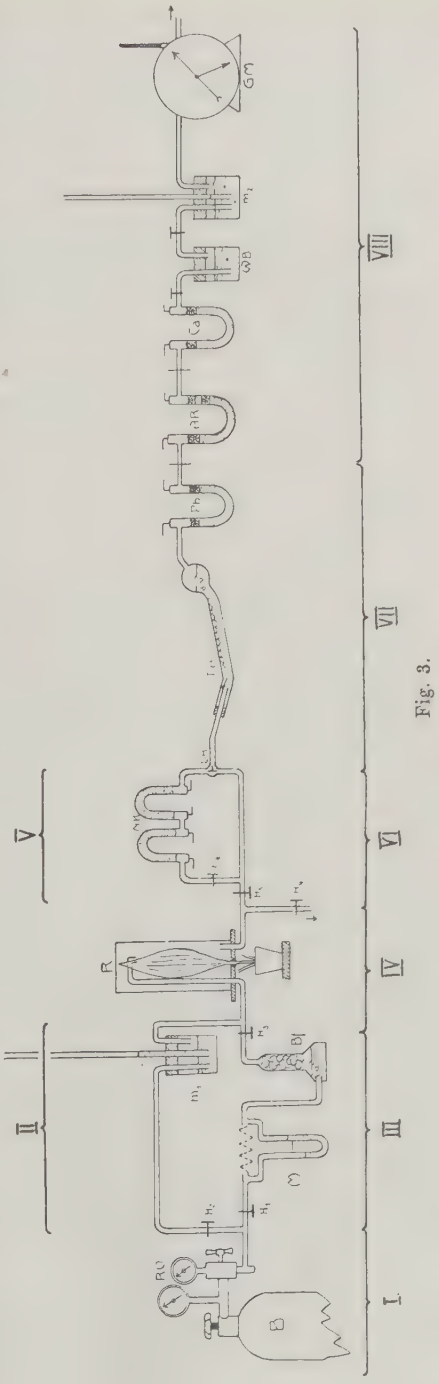

Fig. 3.

durch ein Manometer *(m_1)*, das den Druck im vorderenTeil der Apparatur angibt und als Sicherheitsventil dient, wenn diese verstopft ist. Die Hauptleitung führt in den Rezipienten *(R)*. Bei Versuchen mit kleinem Rezipienten kann dieser in ein Wasserbad versenkt werden, das als Thermostat dient. (Näheres siehe bei Willstätter u. Stoll, 1918, S. 66ff.)

Hinter dem Rezipienten kann der Luftstrom ins Freie gelassen oder mit Hilfe einer Gabelung je nach Belieben zuerst durch zwei Natronkalkröhren oder direkt in den Trocknungs- resp. Analysenapparat geleitet werden. Um nämlich eine Vorperiode einschalten und dann im geeigneten Zeitpunkt die Messung sofort beginnen zu können, ist es nötig, die Analysenapparate für CO_2 schon während der Vorperiode in die Apparatur eingeschaltet zu haben und sie von der Luft durchströmen zu lassen. Die vom Rezipienten kommende Luft muß deshalb während der Vorperiode CO_2-frei gemacht werden, indem sie durch zwei große U-Röhren mit Natronkalk *(NK)* geschickt wird. Der erste Schenkel dieser U-Röhren ist teilweise mit $CaCl_2$ gefüllt, um das Wasser zu absorbieren, das ein Zusammenbacken des Natronkalkes zur Folge haben würde. Diese U-Röhren absorbieren das CO_2 vollständig, verursachen nur geringen Überdruck und bleiben lange brauchbar.

Soll der eigentliche Versuch beginnen, so braucht man nur den Dreiweghahn *(DH)* am Ende dieser U-Röhren umzudrehen, um die Natronkalkröhren auszuschalten und direkte Verbindung zwischen Rezipient und Trocknungs- resp. Analysenapparat herzustellen. Die Luft gelangt nämlich nach dem Dreiweghahn in den Trocknungsapparat *(TA)*, der aus einer mit konz. Schwefelsäure gefüllten Pettenkoferröhre besteht, in welche die Luft durch eine Kapillare eintritt; so wird, ohne daß ein großer Widerstand entsteht, die Luft fast vollständig getrocknet. Der letzte Rest von Feuchtigkeit wird alsdann der Luft in einer liegenden, mit Glasstöpseln verschließbaren und mit Phosphorpentoxyd gefüllten U-Röhre *(P)* entzogen. An diese schließt sich der Analysenapparat für CO_2 an. Er besteht entweder aus einer oder mehreren Pettenkoferröhren mit titrierter Barytlauge oder aus Natronkalkröhrchen. Ich habe aus später anzugebenden Gründen die CO_2-Absorption durch Barytlauge verlassen und benutzte ähnliche Natronkalkröhrchen *(AR)*, wie sie Willstätter u. Stoll (1918, S. 71) beschreiben. Sie enthalten im abgewandten Schenkel Phosphorpentoxyd zur Bindung des während der CO_2-Absorption frei werdenden Wassers. Ein

Röhrchen mit ca. 25 g Natronkalk genügte bei den geringen in den Versuchen verwendeten CO_2-Konzentrationen vollständig zur sicheren Absorption der Kohlensäure; eine Füllung genügte für mehrere Versuchsserien. Das Röhrchen ist während der Versuche durch ein Kartondach gegen Staub geschützt; eine U-Röhre mit $CaCl_2$ *(Ca)* schließt es gegen die feuchte Luft der folgenden kleinen Waschflasche *(WB)* mit titrierter Barytlauge ab. Die Trübung dieser Lösung hätte angezeigt, wenn im Analysenröhrchen das CO_2 nur unvollkommen absorbiert worden wäre. Auf diese Kontrollflasche folgt eine kleine Manometerflasche *(m_2)*, die den Überdruck im Gasmesser angibt; er beträgt ca. 1 cm Wasser. Der verwendete Gasmesser *(GM)* ist ein Experimentiergasmesser der Firma Elster, Luzern; er besitzt zwei Zeiger, der eine gibt die wahre Literzahl an, die durchgegangen ist, der andere direkt auf die Trommel montiert, gibt bei Beobachtung in einer Minute die Gasmenge an, die bei gleichbleibender Geschwindigkeit in einer Stunde durchgehen würde. Einer Umdrehung dieses Zeigers entsprechen $3^1/_3$ l Luft; da die Skala in 200 Teile geteilt ist und ein halber Teilstrich gut abgeschätzt werden kann, ist es möglich, das durchgegangene Gasvolumen auf ca. 10 cm^3 genau abzulesen. Der andere Zeiger diente mir also nur zur Angabe der ganzen Liter und zur Kontrolle. Die Temperatur des Sperrwassers wurde abgelesen, und die Volumina der während des Versuches durchgegangenen Luft werden auf 0^0, 760 mm Druck und Trockenheit reduziert.

Beleuchtung.

Während der Atmung wurden Dunkelstürze über den Rezipienten gestülpt und nach Beendigung der Ablesungen der ganze Raum verdunkelt. Bei Assimilationsversuchen benutzte ich gasgefüllte Halbwattlampen von 100 HK und 600 HK, die an die städtische Lichtstromleitung angeschlossen wurden. Die Blattfläche wird von ihnen senkrecht beleuchtet; durch Verschieben der Lampen senkrecht zur Küvettenwand resp. zur Blattfläche kann die Beleuchtung nach Belieben verändert werden. Zwischen dem Rezipienten und der Lampe befindet sich eine Kühlküvette mit planparallelen Wänden, welche mit Wasser gefüllt wird. Das Licht hat also außer der ca. 5 cm dicken Wasserschicht noch die beiden planparallelen Glaswände, sowie die Wandung des Rezipienten zu durchdringen. Die Lampe selbst ist von Kühlküvetten ganz umgeben, deren Wasser die von ihr produzierte Wärme aufnimmt;

die Temperatur der Zimmerluft wird deshalb nicht stark verändert. Bei richtiger Verwendung der elektrischen Öfen, der Lüftung und bei fleißigem Wechsel des Wassers in den Küvetten bleibt die Temperatur im Rezipienten, auch bei sehr starker und langer Belichtung, innerhalb 1° C konstant. Die Beleuchtung gebe ich in Lux an; der theoretische Wert $E = \frac{\text{Intensität der Lampe in HK}}{(\text{Abstand Blatt-Leuchtspirale})^2}$ kam nie zur Anwendung, da die Glaswände und das Kühlwasser je nach Lampe und Beleuchtungsstärke 25—50% des Lichtes absorbierten. Ich kontrollierte darum die errechneten Werte mit dem Osram-Photometer und werde bei den Assimilationsversuchen nur diese gemessenen Werte angeben, die ungefähr einen Fehler von 10% besitzen.

4. Gang der Versuche.

Im folgenden beschreibe ich den Verlauf eines Versuches, um die Handhabung und Funktion der Apparatur verständlich zu machen (s. Fig. 3).

a) Montieren der Pflanze.

Die Pflanze wurde, entsprechend den auf S. 646 gemachten Angaben, schon am Vorabend montiert und am folgenden Morgen oder Mittag zu Versuchen verwendet. Während dieser Zeit wurde sie in den meisten Fällen am ursprünglichen Standort gelassen (Gewächshaus oder Versuchsbeet); Ausnahmen sind bei den betreffenden Versuchen vermerkt.

b) Herstellen der Versuchsbedingungen.

Vor dem Einbringen der Pflanze in den Versuchsraum wird dieser auf die Versuchstemperatur gebracht, und bei Assimilationsversuchen die zu verwendende Lampe mit den Kühlküvetten aufgestellt; bei Atmungsversuchen wird ein Dunkelsturz über den Rezipienten gestellt.

c) Bereitmachen der Apparatur.

Erst kurz vor Beginn des Spülens wird der Rezipient auf die Glasplatte aufgekittet und das zu verwendende, gewogene Analysenröhrchen in die Apparatur eingeschaltet. Nun wird die ganze Apparatur auf Dichtigkeit geprüft, indem Versuchsluft aus der Bombe in die abgeschlossene Leitung hineingelassen wird. Dadurch entsteht ein leichter Überdruck von ca. 50 cm Wasser; bleibt die Höhe der Flüssigkeitssäule im Steigrohr des Manometers (m_1) mehrere Minuten lang konstant, so ist die Apparatur dicht.

d) Spülen der Apparatur.

Das Strömungsmanometer *(M)*, das nur bei geringen Geschwindigkeiten des Luftstromes verwendet werden kann, wird durch die Hähne H_1 und H_3 ausgeschaltet; H_2 und H_4 werden geöffnet, H_5 geschlossen. Dadurch werden die Apparaturabschnitte *I*, *II*, *IV*

mit der Außenluft verbunden. Nun wird aus der Bombe während kurzer Zeit (s. Tab. 10) ein starker Luftstrom $\left(\frac{u}{v} = 60\right)$ durch diese Apparaturteile geschickt. Um die Geschwindigkeit des durchgehenden Luftstromes nicht jedesmal messen zu müssen, habe ich am Steigrohr des Manometers (m_1) ein für allemal Marken angebracht, die den in den Versuchen vorkommenden Geschwindigkeiten des Luftstromes entsprechen.

e) Vorperiode.

Die Geschwindigkeit des Luftstromes wird nun verlangsamt, so daß sie ungefähr der Versuchsgeschwindigkeit entspricht; das Strömungsmanometer *(M)* wird eingeschaltet, indem man H_1 und H_3 öffnet, H_2 schließt. Damit nun der Luftstrom durch *V* geht, wo er CO_2-frei gemacht wird, ferner durch den Trocknungsapparat *(TA)* und die sich anschließenden Teile, werden H_5, H_6 und alle weiteren sich anschließenden Hähne geöffnet, der Dreiweghahn *(DH)* in die richtige Stellung gebracht und dann H_4 geschlossen; der Luftstrom durchfließt nun die Teile *I, III, IV, V, VII, VIII* der Apparatur. Starke Widerstände in den Leitungen, die z. B. durch Zusammenbacken des Natronkalkes hervorgerufen werden, erkennt man sofort am raschen und ungewöhnlich hohen Steigen der Sperrflüssigkeit im Steigrohr des Manometers (m_1).

Nun, zu Beginn der Vorperiode, wird die Geschwindigkeit des Luftstromes genau eingestellt (Ausschlag am geeichten Strömungsmanometer!), und zur Kontrolle mit einer Stoppuhr die Zeit gemessen, die ein bestimmtes Volumen Luft braucht, um durch die Apparatur zu gehen. Das Einleiten der Vorperiode benötigt bei einiger Übung nicht mehr als 3—4 Minuten.

f) Beginn des Versuchsintervalles.

Ist die Zeit verstrichen, die für die Dauer der Vorperiode aus Tabelle 9 abgelesen wurde, so genügt ein Umdrehen des Dreiweghahns *(DH)*, um den Apparaturteil *V* mit den Natronkalkröhren *(NK)* auszuschalten und zwischen *IV* und *VII* direkte Verbindung (durch *VI*) herzustellen. Der Versuch beginnt. Gleichzeitig mit dem Umdrehen des Dreiweghahns muß die Zeit und der Stand der Zeiger am Gasmesser abgelesen werden. Dann wird auch H_6 geschlossen, um die Natronkalkröhren *(NK)* vom Luftstrom völlig abzuschließen.

Nun hat man Zeit, die verschiedenen Temperaturen, den Stand der Manometer usw. abzulesen.

Arbeitet man mit einem guten Reduzierventil und einer gut ausprobierten Apparatur, so kann man den Versuch längere Zeit unbeaufsichtigt lassen und in dieser Zeit die in den nächsten Versuchsintervallen zur Verwendung kommenden Analysenröhrchen wägen. Bei Assimilationsversuchen muß natürlich das Kühlwasser von Zeit zu Zeit gewechselt werden.

g) Ende des Versuchsintervalls.

Unmittelbar vor Abschluß des Versuchsintervalls wird das Strömungsmanometer ausgeschaltet, der Luftstrom geht nun durch *II*. Am Ende des Versuchsintervalls wird im gewünschten Zeitpunkt H_4 geöffnet; die Luft geht ins Freie. Die Trocknungsapparate werden sofort abgeschlossen, ebenso das Analysenröhrchen, und dann der Stand des Gasmessers, die Temperatur usw. abgelesen. Wünscht man den Versuch nicht zu beendigen, sondern ein neues Versuchsintervall anzuschließen, in dem die Pflanze unter

genau den gleichen Bedingungen gehalten wird, wie im vorhergehenden Intervall, so genügt es, das Analysenröhrchen durch ein neues zu ersetzen. Dies ist in 3 Minuten geschehen. Der Versuch kann ohne Einschaltung einer Vorperiode gleich fortgesetzt werden. Ändert man aber die Versuchsbedingungen, so muß natürlich gespült und eine Vorperiode eingeschaltet werden.

Möchte man den Zeitverlust beim Wechseln des Analysenröhrchens vermeiden, so schaltet man hinter dem Phosphorpentoxydröhrchen *(Ph)* einen Dreiweghahn ein und gabelt die Leitung zwischen diesem und dem $CaCl_2$-Röhrchen; man erhält so eine Zweigleitung, die gegen das $CaCl_2$-Röhrchen mit Glashahn abgeschlossen wird. Es kann nun während des ersten Versuchsintervalls ein Analysenröhrchen in die abgeschlossene Zweigleitung eingeschaltet werden, so daß am Ende des ersten Intervalls nur die Verbindung mit der Hauptleitung hergestellt und dieser Dreiweghahn umgedreht werden muß, um das alte Analysenröhrchen aus- und zugleich das neue in die Apparatur einzuschalten. Zur gleichen Zeit muß natürlich auch der Stand des Gasmessers und die Zeit abgelesen werden.

5. Bestätigung der theoretischen Ableitungen durch das Experiment.

Nachdem im theoretischen Teil der Einfluß des schädlichen Raumes auf das Resultat behandelt und die nach den dort erkannten Forderungen zusammengestellte Apparatur beschrieben worden ist, muß nun festgestellt werden, wie weit die berechneten und die durch das Experiment gelieferten Zahlen übereinstimmen. Folgende Ausführungen erlauben den Vergleich:

a) Ausspülungsversuch.

Prinzip des Versuches: Der Rezipient wird mit kohlensäurehaltiger Luft gefüllt und mit einem langsamen, CO_2-freien Luftstrom von konstanter Geschwindigkeit ausgespült, wobei in bestimmten Zeitintervallen das ausgetretene CO_2 gemessen wird.

Eine Gegenüberstellung von Versuchsergebnis und Rechnung wird zeigen, wie weit die im theoretischen Teil gemachten Annahmen zutreffen.

Tabelle 11.

Volumen des Rezipienten $v = 2{,}8$ l. $\quad \frac{u}{v} = 1{,}9.$
Mittlere Luftgeschwindigkeit $u = 5{,}3$ l.

	Zeit von Versuchsbeginn an gerechnet	Menge der absorbierten Kohlensäure (mg): I. beobachtet $v = 2{,}8$ l	II. berechnet $v = 2{,}8$ l	III. berechnet $v = 2{,}0$ l
1.	20 Min.	306,0	242	299
2.	40 „	430,5	374	423
3.	60 „	473,8	443	474
4.	75 „	488,6	470	490
5.	95 „	499,4	495	500
6.	115 „	505,8	505,8	505,8

Der gesamte Kohlensäuregehalt des Rezipienten ist nicht bekannt. Es wurde deshalb angenommen, daß der berechnete Wert 6 mit dem wirklichen Wert 505,8 zusammenfalle; von ihm ausgehend habe ich aus den Verhältnissen der gemessenen Werte die Zahlen der Kolonnen II und III gefunden. Mit Hilfe der Werte 1 und 2 wurde der schädliche Raum zu 2,0 l berechnet und mit diesem Wert die Zahlen der Kolonne III gefunden.

Aus den Zahlen der Tabelle 11 erkennt man, daß die gefundenen und die berechneten Werte gut übereinstimmen, wenn man das Volumen des schädlichen Raumes kleiner annimmt (zu 2,0 l), als das Volumen des Rezipienten. Außerdem zeigt die Tabelle, daß der Vorgang des Ausspülens tatsächlich durch eine Gleichung von der im theoretischen Teil abgeleiteten Form dargestellt werden kann; nur darf man für das Volumen des schädlichen Raumes nicht das geometrisch bestimmte Volumen der Apparatur einsetzen. Es scheint, daß für die Größe des schädlichen Raumes die Form des Rezipienten und vielleicht eher noch die Lage der Ein- und Ausmündungsstelle der Luftleitungsröhren von Bedeutung ist.

Für die praktische Durchführung von Gaswechselversuchen ist hauptsächlich die Tatsache wichtig, daß das in Rechnung zu setzende Volumen kleiner ist, als das geometrisch bestimmte, daß also in Wirklichkeit die Ausspülung des Rezipienten rascher vor sich geht, als die Berechnung bei Annahme des ganzen Volumens als Volumen des schädlichen Raumes fordert. Dadurch ist aber auch die Gewißheit gegeben, daß sich die notwendige Gleichgewichtskonzentration im Rezipienten sicher innerhalb der Zeiten einstellt, die in Tabelle 9 für die Dauer der Vorperiode berechnet worden sind.

b) Berechnung von Assimilationswerten.

Willstätter und Stoll (1918) machten bei ihren Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure längere Versuche unter gleichen Bedingungen. Das nichtassimilierte CO_2 wurde in den verschiedenen aufeinanderfolgenden Versuchsintervallen gemessen. Da die beiden Forscher die in den Versuchsintervallen ausgeschiedenen CO_2-Mengen, sowie das Volumen ihrer Assimilationskammer und die Geschwindigkeit des konstanten Luftstromes angeben, so ist es möglich, diese Versuche zu einem Vergleich zwischen Experiment und Berechnung zu benützen.

Die von ihnen gemessenen CO_2-Werte sind nämlich im ersten, hie und da auch noch im zweiten Intervall niedriger, als in den folgenden, in denen sie einen konstanten Wert erreichen. Will-

stätter und Stoll schreiben die Abweichung der ersten Werte vom konstanten Wert der Wirkung des schädlichen Raumes zu und benützen sie deshalb nicht zur Berechnung der Assimilation.

Man kann nun, von den konstanten Werten rückwärts gehend, diese Anfangswerte berechnen. Das erste, resp. auch noch das zweite Versuchsintervall entsprechen unserer Vorperiode, nach deren Ablauf die Werte ja erst konstant werden können. In Tabelle 12 sind für einige Beispiele die von Willstätter und Stoll gefundenen und die nach den Formeln des theoretischen Teils berechneten Werte zusammengestellt.

Tabelle 12.

Beispiele aus Willstätter und Stoll (1918).

	CO_2-Werte in g		
	Willstätter und Stoll fanden	berechnet	Abweichung
1. Tab. 11, S. 78	0,0755	0,0767	+ 0,0012 (1,6 %)
2. Tab. 12, S. 78	0,0698	0,0712	+ 0,0014 (2,0 %)
3. Tab. 14, S. 79	0,0988	0,0957	— 0,0031 (3,1 %)

Wie die Tabelle zeigt, herrscht auch hier eine gute Übereinstimmung zwischen gefundenen und berechneten Werten, so daß auch dieser Vergleich als Stütze für die Richtigkeit der im theoretischen Teil entwickelten Ansicht über die Einstellung der Gleichgewichtskonzentration gelten kann.

B. Meßmethodik.

Das Absorbieren und Messen des ausgeatmeten oder nicht assimilierten CO_2 fand nach folgenden zwei Methoden statt:

I. Titrimetrische Methode.

Der Luftstrom wurde durch zwei Pettenkoferröhren geleitet, welche Barytlauge von bekanntem Gehalt enthielten; nach dem Versuch wurde die Lauge in CO_2-freie Glaszylinder gegossen, um das beim Versuch gebildete $BaCO_3$ absitzen zu lassen. Am anderen Tage wurden aliquote Teile titriert, um den Verbrauch an $Ba(OH_2)$ festzustellen und daraus die entstandene oder verbrauchte Kohlensäure berechnen zu können.

Es zeigte sich jedoch bald, daß die $^n/_{10}$ $Ba(OH)_2$ nicht genügende Sicherheit für eine vollständige Absorption bot, da die Geschwindigkeit des Luftstromes zu groß war (20 l pro Stunde).

Eine Erhöhung der Konzentration an $Ba(OH)_2$ ließ die Ablesungsfehler beim Titrieren stärker ins Gewicht fallen, da die erhaltenen CO_2-Werte ja von vornherein schon klein sind (siehe Atmung). Weitere Verbesserungen und Versuche brachten nicht den gewünschten Erfolg. Da auch der Fehler nicht recht abgeschätzt werden kann, der dadurch entsteht, daß die Luft beim Durchstreichen durch die Lauge deren Konzentration verändert, so wandte ich mich der gravimetrischen Methode zu, die bei meinen Versuchsverhältnissen sicherere Werte lieferte und zugleich weniger Zeit kostete.

2. Gravimetrische Methode.

Zum Absorbieren der Kohlensäure benutzte ich Natronkalk, der in U-Röhrchen eingefüllt wurde; der zweite Schenkel dieser Natronkalkröhrchen enthielt, wie auf S. 660 erwähnt wurde, etwas Phosphorpentoxyd, um das bei der CO_2-Absorption entstehende Wasser zu binden. Zu jedem Versuch wurde nur ein Röhrchen benutzt, da dessen Natronkalk genügte, um total 3 g CO_2 vollkommen zu binden.

Diese Analysenröhrchen wurden immer im Wägezimmer aufbewahrt und unter Anwendung der bei gravimetrischen Arbeiten üblichen Vorsichtsmaßregeln auf $\pm$ 0,1 mg gewogen.

Die Genauigkeit, die mit dieser Bestimmungsmethode und der oben beschriebenen Apparatur erreicht werden konnte, wird durch die Zahlen folgender CO_2-Bestimmungen illustriert. Ich fand in je 12 l Versuchsluft (0° C, 760 mm und Trockenheit) aus der gleichen Bombe bei drei Bestimmungen 7,7 mg, 7,8 mg, 7,3 mg CO_2.

Bei Gaswechselversuchen können die Resultate der einzelnen Versuchsintervalle auch einer Versuchserie in bezug auf ihre Genauigkeit meistens nicht miteinander verglichen werden, da die Pflanze während dieser Intervalle nicht gleiche Leistungen zeigen muß, selbst wenn die Versuchsbedingungen anscheinend gleich geblieben sind. Kann man doch im besten Falle nur die „äußeren" Faktoren konstant halten, wie Beleuchtung, Temperatur, CO_2-Gehalt, Feuchtigkeit. Die Konstanz der „inneren" Faktoren, wie Stomataweite, Menge des Atmungsmaterials, Ableitung der Assimilate, Wasserversorgung der Gewebe kann dagegen nicht erzwungen werden. Vergleichen wir gar verschiedene Individuen, so haben wir von vornherein Unterschiede zu erwarten, die oft bedeutend sein können. Jedes Resultat eines Versuchsintervalles ist darum sozusagen für sich selbst zu nehmen; Mittelwerte und Fehler der

Mittelwerte anzugeben, um die Genauigkeit der Methode zu illustrieren, wird darum illusorisch.

Es scheint mir deshalb richtiger, sich über die Größe des Fehlers der Einzelmessung ein Urteil zu bilden. Um dafür einen Anhaltspunkt zu gewinnen, führe ich das Ergebnis „blinder" Versuche an, die mit CO_2-freier Luft ausgeführt wurden: Infolge der Fehler, die durch das Einschalten des Natronkalkröhrchens in die Apparatur, das Durchgehen des Luftstromes, das Wägen usw. entstehen, weichen die Werte von den vor dem Versuch gemessenen normalerweise um 0,3—0,5 mg ab. Die absoluten Atmungs- und Assimilationswerte besitzen ebenfalls einen gleich großen Fehler, der bei meinen kleinen Werten meistens 8—10% ausmacht, bei sehr geringen Atmungen jedoch auch auf 20—30% ansteigen kann. Leider konnte trotz der vielen aufgewendeten Mühe die Genauigkeit nicht verbessert werden. Eine Erhöhung der absoluten Werte durch Verwendung von mehr Pflanzenmaterial für einen Versuch scheiterte daran, daß es nicht gelang, mehrere an der Pflanze bleibende Blätter in einen Rezipienten zu bringen, ohne dessen schädlichen Raum außerordentlich zu vergrößern.

Zusammenfassend kann ich über den methodischen Teil der vorliegenden Arbeit folgendes sagen:

Es wurde versucht, die Methodik der Gaswechselversuche so auszubauen, daß sie den Anforderungen des Physiologen an möglichst natürliche Versuchsbedingungen entspricht; *Aspidistra* wurde darum als völlig intakte Pflanze im Luftstrome von normalem CO_2-Gehalt untersucht. Dabei war es nicht zu umgehen, daß der schädliche Raum ziemlich groß blieb; aus diesem Grunde war es nötig, den Einfluß des schädlichen Raumes auf das Resultat zu untersuchen.

Je mehr versucht wurde, der Forderung nach natürlichen Versuchsbedingungen nachzukommen, um so schwieriger gestaltete sich die genaue Messung der produzierten oder der assimilierten Kohlensäure, da bei den Versuchen nur wenig Pflanzenmaterial und, um einen Einblick in den zeitlichen Verlauf der Prozesse zu erhalten, nur kurze Versuchsintervalle angewendet werden konnten. Die bei dieser Arbeit verwendete Meßmethodik konnte mit den vorhandenen Mitteln trotz aller Anstrengungen nicht ganz auf die wünschbare Genauigkeit gebracht werden, was bei der Interpretierung und Beurteilung der Versuchsresultate zu beachten ist.

Abschnitt IV.

Gaswechselversuche.

A. Atmung.

I. Atmung der Blätter.

Die einzigen Zahlenangaben über die Atmung von *Aspidistra*, die ich in der Literatur gefunden habe, stammen von Ad. Mayer (1892). Dieser Forscher verglich die Atmung von Schattenpflanzen (z. B. *Aspidistra, Begonia, Tradescantia*) mit derjenigen der Blätter vom Roggen (Sonnenpflanze) und fand für *Aspidistra* als absoluten Sauerstoffverbrauch in 22 Stunden bei 17,8° C 0,3 cm^3; das entspricht 0,04 cm^3 Sauerstoff für eine Stunde und 1 g Trockengewicht. Auf das Frischgewicht bezogen zeigt der Sauerstoffverbrauch pro Stunde folgende Werte (in Volumprozenten): Roggenblätter 15—17%, *Begonia* 4%, *Tradescantia* 3%, Stück eines *Aspidistra*-Blattes 1%. Des weiteren schreiben Maquenne (1911) und Maquenne & Demoussy (1913a, 1913b) *Aspidistra* eine geringe Atmung zu, belegen aber diese Aussagen leider nicht mit Zahlen.

Bevor ich die Resultate meiner Versuche anführe, will ich kurz die Einheiten besprechen, auf die ich die Atmungswerte bezog. Sofern der Vergleich nur zwischen Individuen derselben Spezies stattfand, wurde das Frischgewicht benützt, da die zu den Versuchen verwendeten Blätter von *Aspidistra*, wie Stichproben bewiesen, einen sehr gleichmäßigen Wassergehalt hatten. Bei Vergleichen mit anderen Pflanzen, die abweichenden Wassergehalt besitzen, mag es richtiger sein, die Werte auf das Trockengewicht zu beziehen, um vom wechselnden Wassergehalt unabhängig zu sein. In diesem Falle sind die auf das Frischgewicht bezogenen Werte bei *Aspidistra* mit 3,0, bei *Hedera* mit 3,1, bei *Hieracium* mit 4,8 zu multiplizieren. Freilich bleibt trotzdem noch ein weiterer Fehler bestehen, der davon herrührt, daß die verschiedenen Pflanzen verschiedenen Protoplasmagehalt besitzen, auf den die Atmung eigentlich besser bezogen werden sollte. Ad. Mayer (1892, S. 215) fand nämlich für die verschiedenen Pflanzen folgende Gehalte an Roheiweiß, bezogen auf das Frischgewicht: *Tradescantia* 1,7%, *Aspidistra* 1,9%, Roggen 4,1%.

Den Angaben der Literatur entsprechend erwartete ich geringe Atmungswerte bei *Aspidistra*; doch zeigten die Versuche, daß die

Atmung im ersten Versuchsintervall (ca. eine Stunde) keineswegs sehr klein ist; sie hält sich mit 1,0—1,5 mg CO_2 pro Stunde und 1 g Trockengewicht (t = 18—23° C) in der gleichen Größenordnung wie sie z. B. von Meyer und Deleano (1911 und 1913) für *Vitis*, *Rubus*, *Acer* angegeben wird.

Erst als ich den zeitlichen Verlauf der Atmung verfolgte, ergab sich an Stelle einer mehr oder weniger gleichmäßigen Atmung ein rascher Abfall, wie er z. B. durch die Zahlen der folgenden Tabelle illustriert wird.

Tabelle 13.

27. August 1926, *Aspidistra* Nr. 16, am Vorabend montiert, über Nacht im Palmenhaus (t = ca. 23° C); Versuchstemperatur: 23,5° C, Frischgewicht: 5,39 g, Fläche: 218 cm^2; $\frac{u}{v} = 7$, Spülen: 9^{15}—9^{20} h, Vorversuch: 9^{20}—9^{35} h, vor dem Versuch begossen.

Nr.	Zeit	Atmung pro Stunde und 1 g Frischgewicht
148.	9^{35}—10^{15} h	0,36 mg CO_2
149.	10^{20}—11^{00} h	0,09 mg CO_2
150.	11^{03}—11^{33} h	0,00 mg CO_2
151.	11^{35}—11^{55} h	0,00 mg CO_2

Der Abfall der Atmungskurve, wie er durch die Zahlen der Tabelle 13 dargestellt wird, erfolgt bei *Aspidistra* rasch und geht in Übereinstimmung mit fast allen anderen Versuchen bis Null; immerhin muß die Möglichkeit zugegeben werden, daß die Atmung nicht vollständig auf Null absinkt, sondern nur sehr kleine Werte erreicht, die mit meiner Methodik nicht mehr festgestellt werden können.

Daß diese schwache Atmung lange anhält, zeigt z. B. folgender Versuch, der sich über 10 Stunden erstreckt.

Tabelle 14.

20. August 1926, *Aspidistra* Nr. 12, am Vorabend montiert, über Nacht im Palmenhaus (t = 22—24° C); Frischgewicht: 5,38 g, Fläche: 226 dm^2, Versuchstemperatur: 23 bis 24° C; $\frac{u}{v} = 7$, Spülen: 10^{58}—11^{05} h, Vorperiode: 11^{05}—11^{22} h.

Nr.	Zeit	Atmung pro Stunde und 1 g Frischgewicht	Infiltration
134.	11^{22}—12^{20} h	0,54 mg CO_2	Xylol +
135.	12^{35}—15^{45} h	0,32 mg CO_2	
136.	16^{17}—17^{22} h	0,00 mg CO_2	Petroläther 0
137.	17^{27}—18^{27} h	— 0,15 mg CO_2	
138.	18^{30}—20^{05} h	— 0,12 mg CO_2	
139.	20^{35}—21^{39} h	0,03 mg CO_2	Petroläther 0

Auch hier fällt die Atmung ab und schwankt während der folgenden 5 Stunden um den Wert Null herum. Obwohl die negativen Werte hier ziemlich groß sind und eigentlich außerhalb der Fehlergrenze liegen, möchte ich doch nicht eine CO_2-Absorption durch die Blätter dafür verantwortlich machen (es wurde nämlich auch während der Atmungsversuche ein CO_2-haltiger Luftstrom durch den Rezipienten geschickt), sondern eher annehmen, daß diese negativen Zahlen durch Fehlerhäufung entstanden sind; eine allfällige CO_2-Absorption durch das Blatt wäre aller Wahrschein-

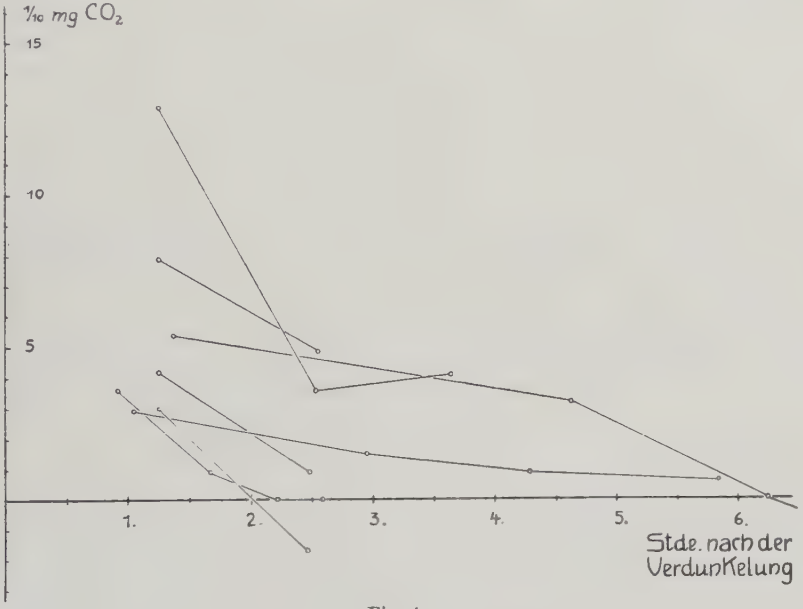

Fig. 4.
Verschiedene Atmungsserien mit *Aspidistra*. (Atmung pro 1 g Frischgewicht und 1 Stunde.)

lichkeit nach schon im zweiten Versuchsintervall beendet (Willstätter und Stoll, 1918, S. 216).

In Figur 4 sind diejenigen Atmungsversuche eingetragen, die sich über mehrere Versuchsintervalle erstrecken. Obwohl die Versuche zu verschiedenen Jahreszeiten bei verschiedenen Temperaturen und mit Blättern verschiedener Stöcke ausgeführt wurden, erfolgte immer, bald langsamer, bald schneller, ein Abfallen der Atmungswerte gegen sehr kleine Werte hin.

Um festzustellen, ob die Atmungskurve anderer Pflanzen denselben Abfall aufweist, habe ich mit *Hieracium* und *Hedera*

Parallelversuche angestellt; in Figur 5 sind die bei einem Versuch erhaltenen Atmungswerte für je ein Individuum der drei Arten eingezeichnet.

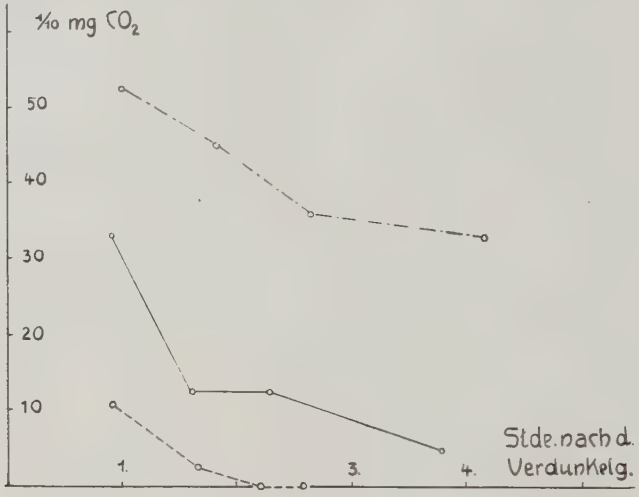

Fig. 5.
Atmung der drei Versuchspflanzen.
(Temperatur: 23—24° C; Werte pro 1 Stunde und 1 g Trockengewicht.)
— · — · — · = *Hieracium Pilosella* (Sonnenpflanze).
———— = *Hedera Helix* (Schattenpflanze).
---------- = *Aspidistra elatior* (Schattenpflanze).

Die Atmungskurve der Sonnenpflanze *Hieracium* zeigt die höchste Anfangsintensität; sie fällt langsam ab und erreicht einen Wert, der höher liegt als der Anfangswert der beiden Schattenpflanzen. Auch wenn man die Atmung während einer längeren Zeitdauer mißt, wie im folgenden Versuch, kann man kein Absinken gegen kleine Werte hin oder gar auf Null feststellen. Der folgende Versuch erstreckte sich über sechs Stunden.

Tabelle 15.

24. Aug. 1926, *Hieracium Pilosella*, um 10^h Pflanze im Versuchsbeet geholt (t = 23° C), Wurzeln von der anhaftenden Erde durch Abspülen befreit, bis zum Versuch unter feuchter Glocke gehalten (t = 23° C). Frischgewicht: 5,6 g, Versuchstemperatur: 23° C, $\frac{u}{v} = 10$, Spülen: $12^{05} — 12^{10}h$, Vorperiode: $12^{10} — 12^{21}h$.

Nr.	Zeit	Atmung pro Stunde und 1 g Trockengew.
140	$12^{21} — 14^{36}h$	4,13 mg CO_2
141	$14^{40} — 15^{40}h$	3,70 mg CO_2
142	$15^{45} — 16^{45}h$	2,74 mg CO_2
143	$16^{48} — 18^{40}h$	2,06 mg CO_2

Ja, selbst als *Hieracium Pilosella* zwei Tage bei ganz schwachem Lichte im Gewächshaus gehalten wurde, war die Atmung wohl geringer als in den oben erwähnten Versuchen (wahrscheinlich infolge beschränkter Assimilation), sank jedoch während des fast sechs Stunden dauernden Versuches keineswegs auf Null herunter, sondern erreichte einen mittleren Wert, der in der Folge beibehalten wurde.

Während nämlich in den ersten Intervallen (je 45 Min.) die Atmung pro Stunde und 1 g Trockengewicht: 2,02 mg, 0,82 mg, 1,06 mg CO_2 betrug, hielt sie sich in den folgenden bei 0,96 bis 1,06 mg CO_2 (Versuchstemp. $t = 23^0$ C).

Bei *Hedera* ist der Abfall der Atmungskurve vom ziemlich hohen Anfangswert auf den Wert des zweiten Intervalls sehr steil; hierauf sinkt die Kurve allmählich auf einen geringen Wert. Auch andere Versuche ergaben ein ähnliches Verhalten von *Hedera*: nach etwa 90 Min. ist der Atmungswert niedrig (ca. 1,3 mg CO_2); in den folgenden Intervallen läuft die Atmungskurve mehr oder weniger parallel der Abszisse und fällt schließlich nach ungefähr vierstündiger Versuchsdauer auf den geringen Wert von ca. 0,4 mg CO_2.

Diesen beiden Vergleichspflanzen gegenüber weist *Aspidistra* den kleinsten Anfangswert auf; in den folgenden Intervallen verkleinert sich die Atmungsintensität noch mehr, um dann ziemlich rasch auf Null zu fallen.

Zwischen den Atmungsintensitäten dieser drei Arten bestehen somit deutliche Unterschiede sowohl im allgemeinen Verlauf der Kurve, als auch im absoluten Wert zu den einzelnen Zeitpunkten. Der zahlenmäßige Unterschied in der Atmungsgröße wird jedoch noch augenfälliger, wenn wir diejenige CO_2-Menge betrachten, die von jeder dieser drei Spezies während des ganzen Versuches abgegeben worden ist. Diese Menge ist proportional den von den Kurven umschriebenen Flächen; setzen wir dabei die Atmung von *Aspidistra* gleich 1, so erhalten wir, wenn wir die Werte der in Figur 5 angegebenen Versuche annehmen, für *Hedera* den Wert 3,7, für *Hieracium* den Wert 13,9. Diese Verhältniszahlen ändern sich je nach der Steilheit, mit der die Kurve der Atmungsintensität bei den einzelnen Vergleichspflanzen abfällt; doch dürfte im allgemeinen die Feststellung zu Recht bestehen, daß eine Sonnenpflanze unserer Gegend ungefähr 10—15 mal so stark atmet wie *Aspidistra*. (Siehe Mayer, 1892).

Während der bisher angewandten verhältnismäßig kurzen Versuchszeiten wird die Atmung von *Aspidistra* auffallend gering. Es

interessierte mich aber, auch die mittlere Atmung von *Aspidistra* kennen zu lernen, wenn die Dauer der Verdunkelung Werte annahm, wie sie etwa unter natürlichen Verhältnissen vorkommen. Der folgende Versuch gibt darüber Aufschluß.

Versuch vom 6. und 7. August 1926.

Am Abend des 6. August wurde ein Blatt von *Aspidistra* in den Rezipienten eingeschlossen, blieb aber in Verbindung mit der ganzen Pflanze. Der Rezipient wurde nun mit CO_2-freier Luft (40 l in 15 Minuten) ausgespült; die Luft im Rezipienten wurde feucht gehalten, und dieser um 19^{20} h abgeschlossen, d. h. der Atmungsversuch begonnen. Die mittlere Temperatur im verdunkelten Raume betrug 17,6° C. Am 7. August 16^{20} h wurde der Versuch beendet; in den letzten beiden Stunden des Versuches wurden ca. 34 l CO_2-freie Luft durch den Rezipienten geleitet, um die während des Versuches gebildete Kohlensäure in den Absorptionsapparat zu spülen.

Während des 21 Stunden dauernden Versuches hatte das Blatt (8,00 g Frischgew.) 9,1 mg CO_2 gebildet: dies entspricht pro 1 g Trockengewicht und pro Stunde 0,16 mg CO_2. Vergleichen wir diesen Wert mit den von Meyer und Deleano (1911, z. B. S. 690 und 697) bei langen Atmungsversuchen erhaltenen: pro 1 g Anfangstrockengewicht und in 1 Stunde für *Vitis vinifera* 1,74 mg CO_2, für *Acer pseudoplatanus* 1,16 mg CO_2, so erkennen wir ähnliche Unterschiede, wie sie schon in Figur 5 zum Ausdruck kamen, da die mittlere Atmung von *Aspidistra* auch nach langer Verdunkelung ca. $^1/_{10}$—$^1/_7$ dessen beträgt, was bei *Acer* und *Vitis* gefunden wurde.

Durch meine Versuche werden also die Zahlen von Mayer (1892, S. 212), sowie auch die Angaben von Maquenne und Demoussy (1913a, 1913b) vollauf bestätigt.

2. Atmung des Rhizoms.

Aspidistra elatior besitzt ein gut ausgebildetes Rhizom, dessen Masse die der grünen Pflanzenteile meistens übertrifft. Aus diesem Grunde darf bei Betrachtung der Kohlenstoffbilanz der ganzen Pflanze die Atmung des Rhizoms nicht übergangen werden. Im folgenden soll darum über einen Atmungsversuch mit dem Rhizom von *Aspidistra* berichtet werden.

Versuch vom 27. Oktober 1926.

Am Vorabend des Versuchstages wurde ein kleineres Exemplar von *Aspidistra* ausgetopft, die anhaftende Erde sauber abgewaschen und die Pflanze bei etwa 20—22° C im Gewächshaus aufbewahrt; zum Schutz gegen Austrocknen umhüllte ich das Rhizom vollständig mit feuchtem Sphagnum. Am Versuchstag wurde das Rhizom durch Abspülen mit Wasser von Versuchstemperatur vom anhaftenden Sphagnum befreit und unter eine

Glasglocke gebracht, durch deren Tubus die beiden Blätter der Pflanze ins Freie ragten. Die Versuchstemperatur im Innern der Glocke betrug 21—22° C. Als Atmung des Rhizoms (35,3 g Frischgew.) fand ich pro 1 g Frischgewicht und pro Stunde im ersten Versuchsintervall nach der Vorperiode:

12^{50}—13^{35}h 0,08 mg CO_2,

nach weiteren zwei Stunden, in denen Versuchsluft durch den Rezipienten geleitet worden war:

15^{45}—17^{00}h 0,11 mg CO_2,
17^{04}—18^{44}h 0,08 mg CO_2.

In einem weiteren Versuche, der unter den gleichen Bedingungen mit einem anderen Rhizom vorgenommen wurde, bewegten sich die Atmungswerte zwischen 0,03—0,05 mg CO_2. Die Atmung des Rhizoms ist also ziemlich gleichmäßig und im Vergleich zur Anfangsatmung der Blätter klein, die vielleicht der Größenordnung nach der Atmung der Blätter im Lichte, also während der Assimilation, entspricht. Meine Resultate würden also mit denen von Nicolas (1909) übereinstimmen, der für verschiedene Pflanzen nachwies, daß die Atmung der Wurzeln oder des Rhizoms geringer ist, als die der Blätter. Wenn man dagegen die Atmung des Rhizoms mit der mittleren Atmung der Blätter bei langandauernder Verdunkelung vergleicht, so wird der Unterschied gering, auch wenn man die ungleichen Temperaturen in Betracht zieht.

3. Diskussion der möglichen Ursachen des Atmungsabfalles.

Wenn wir im folgenden versuchen, die Ursachen des beobachteten Atmungsabfalles kennen zu lernen, so müssen wir vorerst darüber klar sein, was in den oben genannten Atmungsversuchen eigentlich gemessen wurde: offensichtlich nur dasjenige CO_2, das vom Blatt während einer bestimmten Zeit in die umgebende Atmosphäre des Rezipienten abgeschieden worden war. Die Menge dieses Gases braucht jedoch nicht derjenigen zu entsprechen, die von den atmenden Zellen in dieser Zeit produziert worden ist, da diese nicht direkt an die Atmosphäre des Rezipienten grenzen, sondern mit ihr durch die Interzellularen und die die Diffusion regulierenden Spaltöffnungen verbunden sind. Es ergibt sich somit, daß die während einer bestimmten Zeit in den Rezipienten ausgeschiedene Menge Kohlensäure abhängig ist einesteils von der Atmungsintensität der CO_2-liefernden Zellen, andernteils jedoch auch von der Öffnungsweite der Stomata, die auf den Gasaustausch fördernd oder hindernd einwirken kann. Die CO_2-Abgabe in den Rezipienten wird also mindestens von zweierlei Faktoren beeinflußt. Welcher ist nun

für den Atmungsabfall von *Aspidistra* verantwortlich zu machen? Oder wirken etwa beide mit? Um diese Fragen zu beantworten, untersuchte ich das Verhalten der Stomata im Licht und bei Verdunkelung.

Verhalten der Stomata.

Um einen Anhaltspunkt zu gewinnen für den Öffnungsgrad der Stomata, wandte ich die Infiltrationsmethode und zwar mit folgenden Flüssigkeiten an: Paraffinöl, Petroleum, Xylol, Petroläther. Paraffinöl dringt am schwersten ein, also nur bei stark geöffneten Spalten, Petroläther am leichtesten. Obwohl diese Methode keine absoluten Werte liefert und naturgemäß auch keine hohe Genauigkeit aufweisen kann, so erlaubt sie doch die Frage zu entscheiden, ob die Spaltöffnungen offen, weniger offen oder geschlossen sind. Jedenfalls darf man annehmen, daß die Stomata praktisch geschlossen sind, wenn mit Petroläther keine Infiltration mehr erfolgt. Molisch (1912, S. 111) machte diese Annahme schon für den Fall, daß die Infiltration mit Xylol nicht mehr gelingt.

Im Gewächshaus konnte ich an sonnigen Tagen zur Zeit der besten Beleuchtung oder auch etwa an von Sonnenkringeln getroffenen Blättern Infiltration mit Paraffinöl feststellen, doch bildeten diese Fälle Ausnahmen; die meisten Infiltrationen gehörten den Stufen „Petroleum“ und „Xylol“ an, wobei Petroleum zur Infiltration eine stärkere Beleuchtung verlangt, als Xylol, das fast immer eindringt. Bei sehr schwacher Beleuchtung, wie sie z. B. während der Dämmerung im Gewächshaus herrscht, gelang allerdings die Infiltration höchstens noch mit Petroläther.

Wir erkennen schon aus den vorliegenden Angaben eine Abhängigkeit der Öffnungsweite der Stomata von der Stärke der Beleuchtung. Um diese Abhängigkeit noch deutlicher hervortreten zu lassen, bestimmte ich den Grenzwert der Beleuchtung, bei dem gerade noch Spuren einer Infiltration erkennbar waren. Er beträgt für Petroleum ca. 50—60 Lux, für Xylol ca. 15 Lux und für Petroläther ca. 2 Lux. Selbstverständlich stellen diese Zahlen nur annähernd genaue Werte dar, da diese Messungen von vornherein nicht besonders genau ausfallen können. Bekanntlich reagieren ja die verschiedenen Blätter nicht ganz gleich, oft sogar nicht einmal die verschiedenen Blatteile; man kann darum immer wieder die Beobachtung machen, daß sich bei den Grenzwerten der Beleuchtung nicht alle Spaltöffnungen gleichmäßig schließen, sondern

eine Anzahl bereits geschlossen ist, während andere noch offen stehen. Trotz diesen Einschränkungen erkennen wir deutlich, daß *Aspidistra* auf geringe Lichtintensitäten abgestimmt sein muß; erlauben ihr doch die oben angegebenen sehr niedrigen Lichtintensitäten, die Spaltöffnungen wenigstens einigermaßen offen zu halten. Es ist leicht einzusehen, daß dieser Tatsache eine hohe Bedeutung beim Gaswechsel zukommt insofern, als die geringe Spaltweite bei schwacher Beleuchtung die Assimilation durch Verringerung der CO_2-Diffusion wohl einschränken mag, sie aber doch nicht, wie bei geschlossenen Spalten, verhindert.

Eine ähnliche feine Abstimmung fand auch Johansson (1926, S. 130) beim Schattenfarn *Dryopteris austriaca*: „Im Hinblick auf die Bedeutung des Lichts, als eines der auslösenden Faktoren für die Spaltöffnungsbewegungen, muß man also annehmen, daß die ausgeprägte Schattenpflanze, die es hier gilt, auf eine sehr niedrige Lichtintensität abgestimmt ist. Sicherlich ist ein Bruchteil eines Prozents des vollen Tageslichts genügend, um ein Auslösen des Öffnens der Spalten zu bewirken“ [1]).

Besonderes Interesse erweckt das Verhalten der Spaltöffnungen in der Dunkelheit. Alle Beobachtungen im Gewächshaus sowohl als auch im Laboratorium ergaben, daß nach einer gewissen, längeren Dauer der Verdunkelung die Stomata von *Aspidistra* für Petroläther geschlossen waren und in der Folge geschlossen blieben. Über die Dauer der Verdunkelung, nach der die Stomata geschlossen sind, orientiert folgende Beobachtungsreihe:

Versuch vom 14. April 1927 im Gewächshaus.

Infiltrationsversuch mit *Aspidistra elatior;* die zur Infiltration benützten Blätter werden sofort nach der Beobachtung abgeschnitten, damit nicht die Dämpfe der Infiltrationsflüssigkeiten auf die Stomata der später zu verwendenden Blätter einwirken und ihre Spaltweite verändern. Temperatur ca. 20° C, relative Luftfeuchtigkeit ca. 80%.

Bedingungen:	Infiltration:
Vor der Verdunkelung:	
Beleuchtung gut, Pflanze leicht besonnt.	Petroleum, Xylol stark.
Pflanze verdunkelt:	
nach 20 Min.	Xylol stark.
nach 30 Min.	Xylol mittel, auch schwach, Petroläther stark.
nach 60 Min.	Xylol nur ganz vereinzelt, Petroläther mittel.
nach 85 Min.	Xylol 0, Petroläther schwach und vereinzelt.
nach 4 Std.	Petroläther überall 0.

1) Von Johansson gesperrt!

Im allgemeinen gelingt nach etwa $1^1/_2$—2stündiger Verdunkelung die Infiltration mit Petroläther nicht mehr, und die Spalten bleiben während der nachfolgenden Verdunkelungsperiode vollständig geschlossen, wenigstens zeigten sich die Spaltöffnungen nach der langen Verdunkelung während der Nacht ebenso geschlossen, wie nach wenigstündiger Verdunkelung.

Im Anschluß an die Zahlen des eben mitgeteilten Versuches sollen hier auch die Beobachtungen angeführt werden, die sich auf das Öffnen der Spalten bei Lichtzutritt beziehen.

Bedingungen:	Infiltration:
Vor der Belichtung:	
Pflanze $1^1/_2$ Std. verdunkelt.	Petroläther vereinzelt.
Pflanze belichtet:	
leicht besonnt.	
nach 30 Min.	Petroläther stark, Xylol schwach bis mittel.
nach 60 Min.	Xylol stark, teilweise auch Petroleum.

Aus dieser Beobachtung ergibt sich, daß auch das Öffnen der Stomata eine gewisse Zeit erfordert und nach ungefähr einer Stunde erst den normalen Zustand erreicht hat. Diese Feststellung wird uns später bei Betrachtung der Assimilationswerte noch beschäftigen.

Vergleicht man nun die Zeit, welche zum Schließen der Stomata erforderlich ist, mit derjenigen, die vergeht, bis die Atmung Null geworden ist, so erkennt man insofern eine gewisse Parallelität, als Schluß der Stomata und Auftreten der geringen Atmungswerte einigermaßen zusammenfallen (s. Fig. 4).

Es scheint deshalb nicht allzu gewagt, im Verschluß der Spaltöffnungen die Ursache des Abfallens der Atmungswerte zu sehen, um so mehr als auch Beobachtungen während der Atmungsversuche für diese Annahme sprechen. Mit der Infiltrationsmethode gelang es nämlich auch, den Öffnungszustand der Spalten während der Gaswechselversuche festzustellen, freilich nicht an dem im Rezipienten befindlichen Blatt, wohl aber an den ins Freie ragenden Blättern des gleichen Stockes (s. Fig. 1). Um den Einfluß der wechselnden Luftfeuchtigkeit auszuschalten, wurde die relative Luftfeuchtigkeit des Versuchszimmers auf etwa 80% gehalten. Zu Beginn der Atmung gelang die Infiltration mit Xylol immer, und zwar sofort oder erst in 2—4 Sekunden; mit Zunahme der Verdunkelungsdauer konnte eine Infiltration nur noch mit Petroläther erzielt werden; schließlich gelang auch diese nicht mehr;

die Spalten waren also vollständig geschlossen. In Tabelle 14 (S. 670) sind den erhaltenen Atmungswerten auch die entsprechenden Beobachtungen über die Infiltration beigefügt. Ich bemerke dazu, daß nach Abschluß der Atmungsversuche auch an dem hierzu benützten Blatt mit Petroläther keinerlei Infiltration nachgewiesen werden konnte.

Auf Grund dieser Beobachtungen müssen wir den Spaltöffnungen von *Aspidistra* als mitbestimmendem Faktor im Gaswechsel oder, besser gesagt, bei der Diffusion der Gase zwischen Blatt und Atmosphäre eine große Rolle zuweisen; wir befinden uns dabei in Übereinstimmung mit Johansson (1926), der bei Farnen ähnliche Zusammenhänge zwischen der Intensität des Gaswechsels und der Öffnungsweite der Stomata fand.

Es scheint, daß diese Zusammenhänge bei Schattenpflanzen deutlicher in Erscheinung treten als bei Sonnenpflanzen. Bei der zu den Versuchen verwendeten Sonnenpflanze *Hieracium*, die ja ein viel geringeres Abfallen der Atmungskurve aufweist als *Aspidistra*, konnte ich leider keine Beobachtungen über die Spaltenweite anstellen, da die Infiltration des Blattes infolge des dichten Haarbesatzes keine eindeutigen Resultate gibt.

Auch bei *Hedera* gelang die Infiltration nicht so gut, daß sie einwandfreie Resultate ergeben hätte; immerhin schien es, als ob nach mehrstündigen Atmungsversuchen nur noch geringe Infiltration mit Petroläther stattfände (Atmungswerte s. S. 673).

Folgen des Spaltöffnungsverschlusses.

Fragen wir uns nun, was nach dem Verschluß der Spaltöffnungen im Innern des Blattes geschieht. Dem bei der Atmung frei werdenden CO_2 ist durch den Verschluß der Stomata die Möglichkeit genommen, ins Freie hinaus zu diffundieren, so daß es eventuell zu einer Anhäufung von Kohlensäure in der Interzellularluft kommen kann. Gréhant und Peyrou (1885) haben festgestellt, daß das aus frischgepflückten Blättern ausgepumpte Gasgemisch außerordentliche Beträge an Kohlensäure enthalten kann, die den Sauerstoffgehalt, je nach der untersuchten Pflanze, um das $1^1/_2$—100fache übertreffen. Freilich muß hierzu bemerkt werden, daß die Interzellularluft der verwendeten Pflanzen (Schneeglöckchen, Platane, Linde, Flieder) normalerweise wohl kaum solche Mengen CO_2 enthält, sondern daß diese Beträge wahrscheinlich erst beim Auspumpen (bei 50° C und 100° C!) aus ihrer Bindung

an die Blattsubstanz freigemacht wurden. Willstätter und Stoll (1918, S. 194) erhielten ja bei ihren Untersuchungen über die Absorption der Kohlensäure durch das unbelichtete Blatt, nach der Sättigung der Blätter bei niederer Temperatur, durch gelindes Erwärmen eine Entbindung beträchtlicher CO_2-Mengen.

Hiermit sind wir aber auch schon bei der Frage der CO_2-Absorption durch die Blattsubstanz angelangt. Da die Fähigkeit Kohlensäure zu binden der Blattsubstanz allgemein zukommt, wird darin auch *Aspidistra* wohl keine Ausnahme machen; es dürfte deshalb schwerlich zu einer beträchtlichen Anhäufung von CO_2 in den Interzellularen kommen. Die chemische Natur der Stoffe, die diese Kohlensäureabsorption bewirken, ist noch unbekannt; doch könnten nach Willstätter und Stoll (1918, S. 182) eventuell Erdalkaliverbindungen, sofern sie an organische Stoffe mit Säurefunktion gebunden sind, diese Aufgabe übernehmen. Es sei deshalb darauf hingewiesen, daß später zu erwähnende Beobachtungen auf einen ziemlich hohen Gehalt des Preßsaftes der *Aspidistra*-Blätter (im Gegensatz zum Rhizom) an Salzen hindeuten.

Der Verschluß der Spaltöffnungen wird jedoch nicht nur die Kohlensäurediffusion vom Blatt in die Atmosphäre hindern, sondern ebensosehr das Eindringen der Gase aus der Atmosphäre ins Innere des Blattes; dadurch aber muß in diesem Sauerstoffmangel auftreten, da die Diffusion des Sauerstoffes durch die Cuticula als Ersatz wohl kaum in Betracht kommt.

a) Bildung organischer Säuren.

Es erhebt sich darum die Frage, ob nicht durch den entstehenden Mangel an Sauerstoff eine unvollkommene Oxydation der Kohlehydraten eintritt in dem Sinne, daß intermediär organische Säuren gebildet werden und infolgedessen die Bildung von CO_2 abnimmt. Diese Frage scheint mir eine gewisse Berechtigung zu haben, da tatsächlich in allen Teilen von *Aspidistra*, besonders im Rhizom und in sehr jungen Blättern, Calciumoxalatraphiden vorkommen (s. auch Yasuda 1894) und die Entstehung der organischen Säuren in der Pflanze ja noch keineswegs völlig aufgeklärt ist. Außerdem aber, ob wir nun die Bildung der organischen Säuren beim Eiweiß- oder beim Kohlenhydratstoffwechsel vorsichgehen lassen, scheint doch die Tatsache festzustehen (s. bei Kostytschew, 1924, S. 135 und Spoehr, 1913), daß z. B. die am häufigsten auftretende Äpfelsäure am Lichte zu CO_2 oxydiert werden kann; dies wird sich

natürlich in einer stärkeren Kohlensäureabgabe bemerkbar machen; und da diese Oxydation in der Dunkelheit unterbleibt, werden wir bei Verdunkelung eine Abnahme der CO_2-Ausscheidung feststellen müssen.

Wir hätten also unter Umständen für die nach der Verdunkelung festgestellte Abnahme der Kohlensäureausscheidung bei *Aspidistra* zwei Prozesse des Säurestoffwechsels verantwortlich zu machen; nämlich: unvollkommene Oxydation der Kohlenhydrate zu organischen Säuren oder, auch wenn die organischen Säuren nicht beim Abbau der Kohlenhydrate entstehen, das Unterbleiben der Oxydation organischer Säuren in der Dunkelheit. In beiden Fällen aber wird sich das Vorhandensein dieser Prozesse im verschiedenen Gehalt der verdunkelten und belichteten Pflanzen an organischen Säuren äußern.

Um den Gehalt an organischen Säuren bei *Aspidistra* zu bestimmen, wurde der aus den Blättern ausgepreßte Saft elektrometrisch titriert, und zwar in der Weise, daß nach jedem Zusatz einer kleinen, bestimmten Menge Lauge resp. Säure die Wasserstoffionenkonzentration der Lösung gemessen wurde. Die dazu benötigte Apparatur (Methode der „Gaskette") entsprach im Prinzip der von Soerensen (Michaelis, 1926, S. 158) zur Messung des p_H mit Hilfe der Wasserstoffelektrode angegebenen. Als Gefäß zur Aufnahme des Pflanzensaftes diente ein Wägeglas mit mehrfach durchbohrtem Gummistopfen (ähnlich wie bei Lüers, 1926, S. 620), so daß die Messung im strömenden Wasserstoff vorgenommen werden konnte. Wegen weiterer Einzelheiten bei der Ausführung dieser Messungen (Ablesung bei konstantem Potential usw.) verweise ich auf die Arbeit meines Freundes Dr. F. Leuthardt (1927, S. 21), dessen Erfahrungen mit dieser Methode mir in reichem Maße zugute kamen.

Der Preßsaft wurde immer in gleicher Weise gewonnen: 58 g *Aspidistra*-Blätter eines Stockes ohne Blattstiele und von ungefähr gleichem Alter wurden rasch zerkleinert und ausgepreßt, der entstehende Preßsaft zentrifugiert, um eine klare Lösung zu erhalten, an der dann die Bestimmung des p_H vorgenommen wurde. Durch die Auswaschung des CO_2 aus dem Preßsaft beim Durchleiten von Wasserstoff wurde das p_H nur unwesentlich gegen die alkalische Seite verschoben, was aus folgenden Zahlen hervorgeht und für einen geringen Gehalt des Preßsaftes an gelöster Kohlensäure spricht:

Preßsaft aus *Aspidistra*-Blättern, Temperatur = 21,0° C.

a) Mit stehender Wasserstoffblase . . . . . $p_H = 6{,}09$
b) Im strömenden Wasserstoff ($^1/_2$ Std. durchgeleitet) . . $p_H = 6{,}14$.

Vor der Titration wurde der Preßsaft immer aufs Dreifache verdünnt, jedoch während der Titration durch entsprechende Zugabe von Preßsaft dafür gesorgt, daß die Verdünnung der Puffersubstanzen immer gleich blieb.

Die erhaltenen Resultate stelle ich in Kurven dar und zwar in der Weise, daß die Ordinaten dem jeweiligen Säure- (positiv) oder Laugenzusatz (negativ) entsprechen, während auf der Abszisse das zugehörige p_H abgetragen wird. Diese Darstellungsweise hat

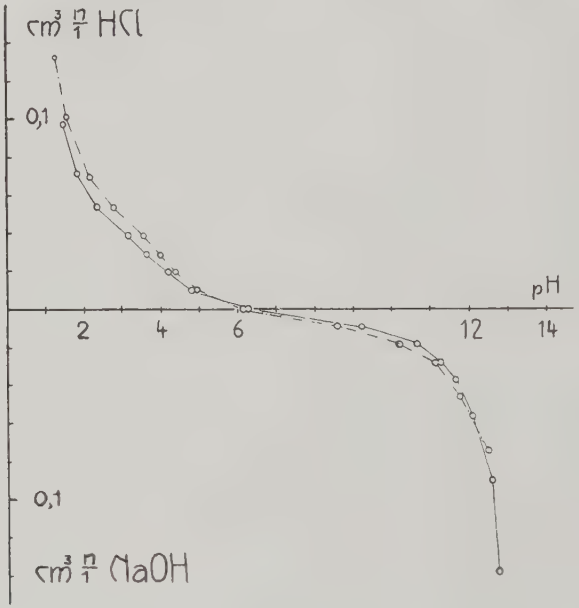

Fig. 6.

Titrationskurven des Preßsaftes von *Aspidistra* (Blätter).

I. Pflanze belichtet = — · — · — · — · —

II. „ verdunkelt = ————————.

den Vorteil, daß aus der Steilheit des Kurvenverlaufes gegen die Abszissenachse direkt der Grad der Pufferung abgelesen werden kann (Koppel u. Spiro, 1914, S. 422; Leuthardt, 1927, S. 3).

Die Titrationskurven (Fig. 6) für belichtete *(I)* und verdunkelte *(II) Aspidistra*-Blätter zeigen, daß das p_H in beiden Fällen den gleichen Wert besitzt (6,15); auch die übrigen hier nicht angeführten Versuche bestätigen diesen Befund. Nur in einem Fall, als alte gelbliche Blätter verwendet wurden, ergab sich das p_H zu 5,85. Der Preßsaft reagiert also normalerweise nur schwach

sauer, der Gehalt an freien Säuren oder sauren Salzen ist demnach gering. Aus der mehr oder weniger weitgehenden Übereinstimmung der p_H-Werte bei belichteten und verdunkelten Pflanzen darf jedoch nicht von vornherein geschlossen werden, daß der Gehalt an organischen Säuren bei den verdunkelten Pflanzen sich nicht erhöht habe, da eine gepufferte Lösung einer Veränderung ihres p_H beträchtlichen Widerstand entgegensetzt.

Als Maß für den Gehalt an freien Säuren oder sauren Salzen kann dagegen der Abstand des „alkalischen Schenkels" der Titrationskurve von der Abszissenachse dienen. Wir wählen nicht den theoretischen Neutralpunkt (p_H 7,08), weil dort die Kurve und x-Achse schon stark genähert sind und genaues Ablesen nicht gestatten, sondern z. B. p_H 8,0, also jene Wasserstoffionenkonzentration, bei der eben Neutralrot von rot in rein gelb umschlägt. Die Ordinate in diesem Punkte hat für die Kurve der belichteten, wie der verdunkelten Blätter die gleiche Größe, d. h. der Gehalt der Blätter an titrierbarer Säure wird durch Belichtung oder Verdunkelung nicht verändert. Daraus darf wohl geschlossen werden, daß der Säurestoffwechsel als Ursache des Atmungsabfalles bei *Aspidistra* nicht in Betracht kommt.

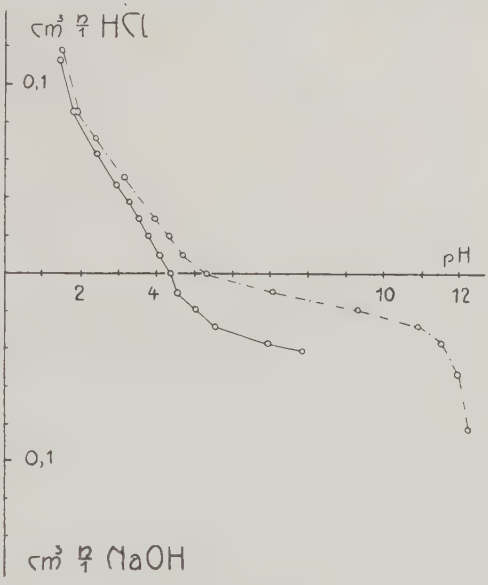

Fig. 7.
Titrationskurven des Preßsaftes von *Sedum*.
I. Preßsaft morgens gewonnen um 10 h = - · - · -
II. „ mittags „ „ 14 h = ———.

Um den Unterschied zwischen *Aspidistra* und Pflanzen mit wechselndem Säuregehalt deutlich zu machen, gebe ich hier auch die Titrationskurven[1]) von *Sedum* an, die mit der gleichen Methodik erhalten wurden (Fig. 7). Der Verlauf der beiden Kurven (I: Preßsaft morgens gewonnen nach der Verdunkelung, II: Preßsaft mittags

1) Die Kurven von *Sedum* verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn Dr. F. Leuthardt.

gewonnen nach starker Beleuchtung) weicht stark voneinander ab; die Wasserstoffionenkonzentration des Preßsaftes ist bei der belichteten *Sedum*-Pflanze deutlich geringer (p_H 5,3) als bei der verdunkelten (p_H 4,4), und im Zusammenhang damit hat auch die Menge der freien Säuren abgenommen.

Anmerkung: Hier soll noch kurz auf eine Eigentümlichkeit dieser Pflanzensäfte aufmerksam gemacht werden. Vergleichen wir nämlich ihre Titrationskurven mit der Titrationskurve des reinen Wassers, so fällt besonders die Steilheit auf, mit der die Kurven von *Aspidistra* und *Sedum* im „sauren Teil" gegen die Abszisse abfallen; d. h. diese Pflanzensäfte sind gegen die zum Titrieren verwendete Salzsäure stark gepuffert; sie verändern darum ihre Reaktion bei Zusatz von Säuren nicht in dem Maße, wie es

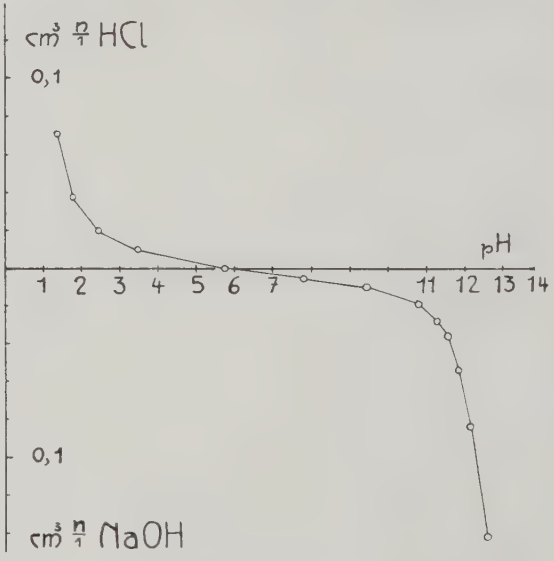

Fig. 8.
Titrationskurve des Preßsaftes von *Aspidistra* (Rhizom).

reines Wasser tun würde. Auf die etwaige biologische Bedeutung dieser Erscheinung soll hier nicht eingegangen werden. Über die chemische Natur der puffernden Substanzen kann nach diesen nur orientierenden Versuchen nicht viel ausgesagt werden. Voraussichtlich dürfte es sich um Salze organischer Säuren oder um Eiweißstoffe handeln; wahrscheinlich aber kommen hier hauptsächlich erstere in Betracht, da der sicher ebenfalls eiweißhaltige Preßsaft aus dem Rhizom von *Aspidistra* fast keine Pufferung aufweist (Fig. 8).

Ein Zusammenhang zwischen dem Grad der Pufferung und der Verdunkelung oder Belichtung konnte nicht festgestellt werden.

b) Verhinderung der aeroben Atmung.

Nach den eben genannten Untersuchungen kommt also der Säurestoffwechsel als Ursache für die an *Aspidistra* im Dunkeln beobachtete Abnahme der Kohlensäureausscheidung nicht in Betracht;

es bleibt darum als primäre Ursache dieser Abnahme nur der nach Verdunkelung festgestellte Verschluß der Spaltöffnungen bestehen, der in erster Linie die Diffusion der Gase hindert. Dauert jedoch dieser Verschluß der Stomata mehrere Stunden an — tatsächlich sprechen ja auch alle Beobachtungen dafür — so wird im Blattinnern Sauerstoffmangel auftreten, welcher die Atmung zwar beeinflußt, aber wie Kostytschew (1904, S. 575ff.) an Pilzen nachwies, bei nur wenige Tage dauernder Einwirkung keineswegs zum Tode führen muß. Nach den neueren Ansichten über den Mechanismus der Atmung (Benecke-Jost, 1924, Bd. I, S. 361ff. und Kostytschew, 1924, S. 78ff.) kann man sich nun vorstellen, daß der eintretende Sauerstoffmangel den aeroben oxydativen Teilprozeß der normalen Atmung einschränkt oder gar unterbindet, so daß eventuell nur noch die anaerobe Spaltung weitergeht. Demnach würde also bei Belichtung der *Aspidistra*, wenn ihre Stomata geöffnet sind, normale Atmung mit ihren beiden Teilprozessen auftreten, während nach Verdunkelung und dem dadurch bewirkten Schluß der Stomata nur noch die anaerobe Spaltung der Kohlenhydrate vor sich geht. Diese Ansicht ist vorläufig rein hypothetisch[1]), doch steht sie mit den bis jetzt erhaltenen Versuchsergebnissen nicht im Widerspruch; außerdem aber ist es schwer, sich vorzustellen, daß nach Verschluß der Spaltöffnungen und dem dadurch hervorgerufenen Sauerstoffmangel die Atmung in gleicher Weise und mit unverminderter Intensität weitergehe wie bei offenen Stomata. In dieser Hinsicht gibt uns nun die oben angedeutete Hypothese wenigstens eine Vorstellung von der Art und Weise, in der sich die Beeinflussung der Atmung durch die erschwerte oder verhinderte Gasdiffusion vollziehen könnte. Auf eine weitere Diskussion dieser Ansicht soll nicht eingegangen werden, da Versuche mit *Aspidistra*, welche die Frage entscheiden könnten, nicht vorliegen, und gewisse bis jetzt gemachte Beobachtungen auch andere Erklärungen zulassen. Es sei nur darauf hingewiesen, daß *Aspidistra* in abgeschlossenem Gasvolumen, dem durch alkalische Pyrogallollösung der Sauerstoff

1) Versuche, nach der Verdunkelung der Blätter eine Alkoholbildung festzustellen, wurden nicht unternommen (sie bleiben einer weiteren Untersuchung vorbehalten), da ein negativer Befund noch nicht gegen das Auftreten einer anaeroben Atmung spricht (s. Palladin u. Kostytschew, 1907 und Kostytschew, 1907); es brauchte ja nicht durchaus das stabile Endprodukt der anaeroben Spaltung (Alkohol) gebildet zu werden, sondern dieser Prozeß könnte auch bei labilen Zwischenprodukten, die leicht wieder in den Stoffwechsel einbezogen werden können, haltmachen.

langsam entzogen wurde, 14 Tage aushielt, ohne, sowohl im Dunkel- als auch im Lichtversuch, merkbare Schädigungen zu zeigen. *Hieracium Pilosella* dagegen verfärbte nach einigen Tagen die Blätter und starb in der ersten Versuchswoche ab. Diese Beobachtung scheint also darauf hinzudeuten, daß *Aspidistra* zeitweilig ohne oder doch mit geringen Mengen von Sauerstoff auskommen kann (vgl. Stich, 1891, S. 11).

Einfluß der Menge des vorhandenen Atmungsmaterials.

Seit den Untersuchungen von Borodin (1876) ist bekannt, daß auch die Menge des vorhandenen Atmungsmaterials einen Einfluß auf die Atmungsintensität ausübt. Es entsteht daher die Frage, inwieweit dieser Faktor bei der Atmungsabnahme von *Aspidistra* eine Rolle spielen könnte. Diese Pflanze bildet als Assimilations- und Speicherprodukt Zucker (Stärke kommt nur in den Schließzellen vor); deshalb kann aus einer Änderung des osmotischen Wertes auf eine ungefähr entsprechende Änderung der Konzentration des als Atmungsmaterial dienenden Zuckers geschlossen werden. Tatsächlich fand Bächer (1920) nach Verdunkelung von *Aspidistra* in den Blattzellen eine Abnahme des osmotischen Wertes, während dieser nach Belichtung anstieg. Die Änderung des osmotischen Wertes war besonders deutlich in den Mesophyllzellen; die chlorophyllfreien Zellen der oberen und unteren Epidermis wiesen dagegen nur geringere Unterschiede auf. Die Abnahme des osmotischen Wertes nach der Verdunkelung war jedoch verhältnismäßig gering; er sank z. B. in einem Verdunkelungsversuch von 0,845 Mol Rohrzucker am Anfang auf 0,837 nach 8 Stunden, auf 0,832 nach 15 Stunden, auf 0,83 nach 30 Stunden. Die Änderung der Konzentration des Atmungsmaterials geht demnach so langsam vor sich, daß sie als Ursache des ziemlich raschen Absinkens der Atmung nicht in Betracht kommen kann. Außerdem ergaben Versuche mit dem gleichen *Aspidistra*-Individuum an aufeinanderfolgenden Tagen, an denen die Assimilationszeit gegenüber der normalen auf $^1/_3$—$^1/_4$ verkürzt worden war, keine eindeutige Verringerung der Atmungsintensität.

4. Verhalten der Atmung nach der Assimilation.

Im Zusammenhang mit dem eben Behandelten soll hier noch darauf aufmerksam gemacht werden, daß die Atmungswerte bei *Aspidistra* vor und nach den Assimilationsversuchen nicht über-

einstimmten, sondern nach der Assimilation immer kleiner waren als vorher, wie aus folgenden Tabellen zu ersehen ist:

Versuch vom 11. Mai 1926. t = 19,7° C.

		Atmung pro Stunde und 1 g Frischgewicht
111.	Erstes Intervall: 10^{05}—11^{05} h	0,42 mg CO_2
112.	Zweites „ : 11^{19}—12^{19} h	0,09 mg CO_2
	12^{30}—15^{25} h mit 2800 Lux belichtet	
	15^{45}—18^{20} h „ 11250 „ „	
117.	Letztes Intervall: 18^{45}—19^{45} h	0,05 mg CO^2

Versuch vom 8. Juni 1926. t = 18,5—19,5° C.

118.	Erstes Intervall: 10^{22}—11^{22} h	0,79 mg CO_2
119.	Zweites „ : 11^{40}—12^{40} h	0,49 mg CO_2
	13^{30}—19^{00} h mit 2800 Lux belichtet	
123.	Letztes Intervall: 19^{25}—20^{25} h	0,32 mg CO_2

Versuch vom 14. September 1926. t = 22,4—22,8° C.

173.	Erstes Intervall: 12^{20}—13^{22}	0,46 mg CO_2
	13^{25}—18^{06} h mit 2800 Lux belichtet	
179.	Letztes Intervall: 18^{25}—19^{05} h	0,08 mg CO_2

Auch in diesen Versuchen zeigt sich deutlich die Abnahme der Atmung nach der Verdunkelung; neu ist jedoch, daß nach mehrstündiger Belichtung die Atmung im darauffolgenden Intervall kleiner ist als am Anfang, ja sogar ungefähr den Wert Null erreichen kann. Eine Erklärung dieser Erscheinung kann nicht gegeben werden, da eingehende Versuche hierüber nicht angestellt wurden. Man könnte sich jedoch denken, daß bei dem verhältnismäßig starken Lichte das Blatt infolge der Assimilation vollkommen CO_2-frei gemacht worden ist, und darum im folgenden Dunkelversuch das bei der Atmung entstehende CO_2 in erster Linie von der Blattsubstanz absorbiert wird, ohne zunächst in die freie Atmosphäre zu gelangen. Dafür würde der Versuch 201 sprechen, in dem nach vierstündiger Belichtung des Blattes mit 2800 Lux die Atmung im folgenden Intervall (40 Min.) ca. Null (— 0,04) mg CO_2 betrug, obwohl die Stomata des Versuchsblattes geöffnet waren, Petroläther und Xylol sofort infiltrierten und selbst Petroleum nach 3—4 Sek. eindrang. Leider war in den oben erwähnten Versuchen das Verhalten der Stomata nicht verfolgt worden. Sollte jedoch diese Ansicht durch weitere Versuche gestützt werden, so hätten wir zwei Faktorengruppen, die nach starker Belichtung die Größe der Atmung beeinflussen: 1. Die Absorption des bei der Atmung entstehenden

CO_2 durch die CO_2-freie Blattsubstanz; ihr Einfluß ist kurz nach der Verdunkelung am größten und nimmt mit fortschreitender Verdunkelung ab. 2. Der durch die Verdunkelung bewirkte Verschluß der Stomata; sein Einfluß ist zu Beginn der Verdunkelung am geringsten und nimmt mit der Dauer der Verdunkelung bis zum gänzlichen Schluß der Stomata zu.

B. Assimilation.

Bekanntlich kann man bei Gaswechselversuchen die Menge des assimilierten CO_2 nicht direkt bestimmen, sondern erhält sie nur durch Berechnung, indem man für die Atmung im Lichte die im Dunkelversuch ermittelten Werte einsetzt. Diese rechnerische, indirekte Ermittlung der „totalen Assimilation" ist nach Romell (1926, S. 765), dessen Nomenklatur ich hier folge, höchstwahrscheinlich prinzipiell fehlerhaft; sicher aber ist sie unbefriedigend und führt nur dort zu einigermaßen sicheren Werten, wo die Assimilation die Atmung stark (20—30 mal) überwiegt. Bei *Aspidistra* aber, wo Atmungs- und Assimilationswerte in der gleichen Größenordnung liegen, und die im Dunkelversuch ermittelten Atmungswerte wohl wesentlich von denen verschieden sind, die bei Belichtung auftreten, dürfte es richtiger sein, die „effektive Assimilation" anzugeben. Sie umfaßt also nur den direkt gemessenen Assimilationsgewinn und berücksichtigt die bei der Atmung freigemachte CO_2-Menge nicht, die assimiliert wird, bevor sie aus dem Blattinneren ausgetreten ist.

An der Kohlenstoffbilanz von *Aspidistra* interessiert uns besonders, in welchem Maße die Assimilation die Atmung überwiegt, wie groß also der Assimilationsgewinn ist. Diese Frage hat besonders deshalb eine gewisse Bedeutung, weil Cailletet (1911) für diese Pflanze eine Assimilation des CO_2 aus der Luft bestritt und deshalb eine Aufnahme organischen Materials aus den Verwesungsstoffen des Erdbodens annahm. Daß diese Auffassung unrichtig ist, beweisen folgende Versuchsreihen, die über die effektive Assimilation Aufschluß geben. Um die für alle folgenden Versuche geltenden Daten nicht immer wiederholen zu müssen, sei hier folgendes festgestellt: Das Verhältnis $\frac{u}{v}$ betrug 7—8, das Spülen dauerte 6 Minuten, die Vorperiode immer 15 Minuten. Was die Vorbehandlung anbelangt, die einen ziemlich großen, wenn auch

noch nicht klargelegten Einfluß auf die Versuchsergebnisse zu haben scheint, so sei bemerkt, daß die Pflanzen vor den Versuchen möglichst gleichmäßig behandelt wurden; doch konnte natürlich nicht verhindert werden, daß sie im Gewächshaus je nach Witterung und Jahreszeit verschiedenen Temperaturen und vor allem verschiedener Beleuchtung ausgesetzt waren. (Öffnungsweite der Stomata!)

Tabelle 16.

Versuch vom 4. V. 1926.

Nr.	Zeit	Temperatur ° C	Lux	CO_2-Gehalt 0,75 mg i./l Assimilation pro Stunde in mg CO_2 1 g Frischgewicht	1 dm^2 Fläche
106.	12^{12}—13^{12} h	17,8	2800	0,28	0,69
107.	13^{25}—14^{25} h	18,3	2800	0,65	1,60
108.	15^{00}—16^{11} h	18,6	11250	0,93	2,29
109.	16^{17}—17^{47} h	18,7	11250	0,83	2,04

Versuch vom 11. V. 1926.

Nr.	Zeit	Temperatur ° C	Lux	CO_2-Gehalt 0,75 mg i./l Assimilation pro Stunde in mg CO_2 1 g Frischgewicht	1 dm^2 Fläche
113.	12^{55}—13^{55} h	20,7	2800	0,16	0,41
114.	14^{00}—15^{25} h	20,3	2800	0,55	1,42
115.	16^{08}—17^{08} h	21,0	11250	0,79	2,04
116.	17^{20}—18^{20} h	21,0	11250	0,75	1,95

Versuch vom 24. VI. 1926.

Nr.	Zeit	Temperatur ° C	Lux	CO_2-Gehalt 0,75 mg i./l Assimilation pro Stunde in mg CO_2 1 g Frischgewicht	1 dm^2 Fläche
127.	13^{46}—15^{31} h	21,0	2800	0,56	1,40
128.	15^{42}—16^{45} h	20,7	2800	0,65	1,64
129.	18^{05}—19^{16} h	22,0	2800?	(0,64)	(1,59)
130.	19^{24}—20^{24} h	22,1	11250	0,83	2,06

Diese drei Versuchsserien wurden mit Blättern verschiedener Individuen von *Aspidistra* ausgeführt; sie zeigen deutlich, daß die Assimilation nicht nur zur Kompensation der Atmung genügt, sondern daß darüber hinaus ein Überschuß an Kohlensäure aufgenommen wird, der zum Aufbau der Pflanze Verwendung finden kann. Außerdem erkennt man, daß eine Steigerung der Lichtintensität von 2800 Lux auf 11250 Lux eine Erhöhung des Assimilationswertes bewirkt; doch läßt sich schon aus der geringen Steigerung dieses Wertes, die ja nicht proportional der Beleuchtung stattfindet, schließen, daß wir das Gebiet des Lichtmaximums für *Aspidistra* erreicht haben. Tatsächlich hat auch Bächer (1920,

S. 90) nachgewiesen, daß nach achtstündiger Beleuchtung mit 10000 Lux die Mesophyllzellen von *Aspidistra* Schädigungen aufwiesen. Die Lichtintensität von 2800 Lux dürfte *Aspidistra* zur guten Jahreszeit in Zimmern und Gewächshäusern, wenigstens zeitweilig, zur Verfügung stehen; außerdem ist zu berücksichtigen, daß die Blätter auch etwa von direktem Sonnenlicht getroffen werden (Sonnenkringel!).

Vergleichen wir die Assimilationswerte bei 2800 Lux einer Versuchsserie unter sich, so finden wir, daß der erste Wert stets geringer ist, als die folgenden, während bei 11250 Lux die Werte unter sich gleich sind oder etwas abnehmen. Für dieses leichte Absinken der Werte bei hoher Lichtintensität kann allenfalls eine Schädigung des Blattes durch das Licht verantwortlich gemacht werden, während wir auf Grund der Infiltrationsversuche (s. S. 676 ff.) das Ansteigen der Assimilationswerte nach beendeter Verdunkelung (vor der Assimilation wurden 2—3stündige Atmungsversuche gemacht) auf den Einfluß der sich langsam öffnenden Stomata zurückführen müssen. Je größer wir dabei das erste Assimilationsintervall wählen, um so mehr nähert sich der entsprechende Wert denen der folgenden Intervalle (s. auch Versuch vom 24. VI. 1926, 127—129). Das geht aus folgender Versuchsreihe hervor, in der das erste Assimilationsintervall mehr als zwei Stunden umfaßt.

Versuch vom 8. VI. 1926.

Nr.	Zeit	Temperatur ° C	Lux	CO_2-Gehalt 0,75 mg i./l Assimilation pro Stunde in mg CO_2 1 g Frischgewicht	1 dm^2 Fläche
120.	13^{50}—16^{00}h	19,7	2800	0,44	0.92
121.	16^{40}—17^{40}h	20,0	2800	0,49	1,04
122.	18^{00}—19^{00}h	20,2	2800	0,48	1,00

Von 10^{00}—13^{10}h war das Blatt verdunkelt worden, während es von 13^{10}h ab (Vorperiode länger als gewöhnlich!) mit 2800 Lux belichtet wurde. Zu Beginn des Versuchsintervalles zeigten die außerhalb des Rezipienten befindlichen, ebenfalls (aber schwächer) belichteten Blätter weder mit Xylol noch mit Petroläther Infiltration.

Die Öffnungsweite der Stomata dürfte besonders bei niederem CO_2-Gehalt der Luft auf den Gaswechsel einen großen Einfluß haben, weil alsdann das Assimilationsgewebe nicht genügend mit CO_2 versorgt werden kann (s. Johansson, 1926, S. 177). Um den Einfluß der Stomataweite besser hervortreten zu lassen, wurden Versuche bei niederem CO_2-Gehalt und starkem Licht angestellt.

Versuch vom 14. IX. 1926.

Nr.	Zeit	Temperatur ° C	Lux	CO_2-Gehalt 0,33 mg i./l Assimilation pro Stunde in mg CO_2 1 g Frischgewicht	1 dm^2 Fläche
174.	13^{45}—14^{30}h	23,2	2800	— 0,16	— 0,40
175.	14^{33}—15^{18}h	23,0	2800	0,11	0,28
176.	15^{21}—16^{41}h	23,0	2800	0,58	1,50
177.	16^{34}—17^{24}h	23,4	2800	0,88	2,26
178.	17^{26}—18^{00}h	23,4	2800	0,82	2,10

Die Pflanze war vor dem Assimilationsversuch verdunkelt worden (80 Minuten) und hatte pro 1 g Frischgewicht und eine Stunde 0,46 mg CO_2 ausgeatmet.

Der Einfluß der Spaltöffnungsweite oder anderer vorderhand unbekannter Faktoren ist im ersten Belichtungsintervall so groß, daß nicht einmal die Atmung des Blattes ganz kompensiert wird (es wurden ja in allen Versuchen nur die effektiven Assimilationswerte angegeben); erst in der vierten Stunde von Versuchsbeginn an wird die Assimilation gleichmäßiger.

Nachdem festgestellt worden ist, daß *Aspidistra* entgegen der Ansicht von Cailletet (1911) tatsächlich imstande ist, CO_2 mit Gewinn zu assimilieren, bietet es ein gewisses Interesse, diejenige Lichtintensität kennen zu lernen, bei der die Atmung eben kompensiert wird. Wie die Ausführungen Harders (1923, S. 195) zeigen, ist jedoch der Kompensationspunkt keineswegs eine konstante Größe, sondern in weitgehendem Maße von der Vorbehandlung und der Beleuchtung am Standort abhängig. Der folgende Versuch soll denn auch nicht mehr als eine Stichprobe sein und nur ungefähr den in Frage kommenden Lichtbereich festlegen. Da der im Versuch verwendete CO_2-Gehalt (0,33 mg i./l) kleiner ist als im Gewächshaus, wo meine *Aspidistra*-Pflanzen (s. Abschnitt: Die Lebensbedingungen) gehalten wurden, so dürfte der Kompensationspunkt eher noch bei einer geringeren Lichtintensität liegen, als hier angegeben ist.

Versuch vom 24. September 1926[1]):

Nr.	Zeit	Temp. °C	Lux	CO_2-Gehalt 0,33 mg i./l Assimilation in mg CO_2 p. h. 1 g Frischgewicht	1 dm^2 Fläche
188	13^{50}—14^{30}h	22,4	145	—0,38	—0,89
189	14^{33}—15^{18}h	22,8	145	—0,29	—0,67
190	15^{35}—16^{18}h	23,5	275	0,00	0,00
193	18^{09}—18^{49}h	23,5	920	0,19	0,44

Nach dieser Versuchsreihe würde der Kompensationspunkt bei der Lichtintensität 275 Lux liegen; diese Angabe kann jedoch nach dem oben Gesagten nicht absolute Gültigkeit beanspruchen, um

1) Versuch Nr. 191 u. 192 sind verunglückt.

so weniger als ja festgestellt worden ist, daß die Größe des Assimilationswertes nicht nur von der CO_2-Konzentration und der Lichtintensität abhängt, sondern, infolge des Einflusses der Stomataweite, auch von der Dauer der Belichtung.

Die beiden letzten Versuchsreihen erlauben auch diejenige Lichtintensität ungefähr zu bestimmen, bei der gerade noch Assimilation stattfindet. Zu diesem Zweck müssen wir aber nicht die effektive, sondern die totale Assimilation berechnen, d. h. den von der Atmung gelieferten CO_2-Betrag mit einbeziehen. Die Werte sind in Fig. 9 dargestellt.

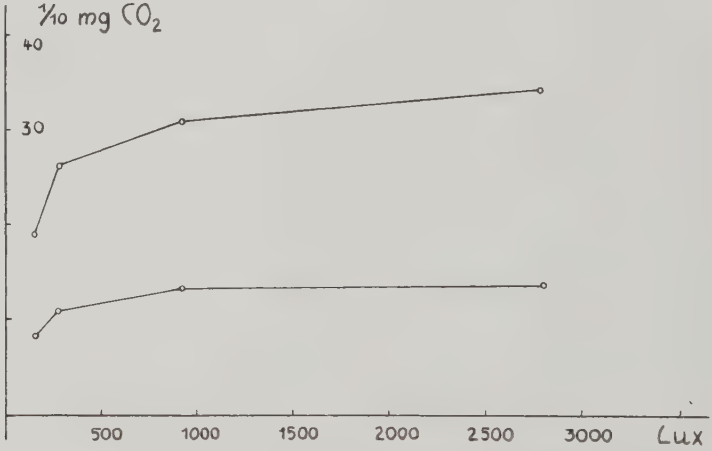

Fig. 9. Totale CO_2-Assimilation von *Aspidistra* in Abhängigkeit von der Lichtintensität.

Temperatur: 23—24° C.
Werte pro Stunde und 1 dm² Oberfläche = obere Kurve.
1 g Frischgewicht = untere „ .

Die Kurve hat den allgemeinen Charakter der Assimilationskurven in Abhängigkeit von der Lichtintensität, wie er für Schattenpflanzen typisch ist: Steiler Anstieg bei niederen Lichtintensitäten, flacher, fast abszissenparalleler Verlauf bei den hohen Lichtintensitäten. Was den Lichtschwellenwert betrifft, bei welchem *Aspidistra* zu assimilieren beginnt, so dürfte er dem Verlauf der Kurve zufolge ungefähr bei 80—100 Lux liegen. Selbstverständlich gelten auch hier ähnliche Einschränkungen, wie sie beim Kompensationspunkt gemacht wurden; denn dieser Lichtschwellenwert wird sicher ebenfalls von der Temperatur, dem CO_2-Gehalt, dem Öffnungsgrad der Stomata usw. beeinflußt, so daß ihm nur bedingte Gültigkeit zukommt.

Abschnitt V.

Schlußwort.

Die vorliegende Untersuchung erhebt keineswegs den Anspruch, den Kohlenstoffwechsel von *Aspidistra* vollständig aufgeklärt zu haben. Sie regt im Gegenteil zu neuen Untersuchungen mit noch exakterer Methode an, da die mit der angewandten Versuchsanstellung erhaltenen Werte an der Grenze des mit gewöhnlicher Methode Meßbaren liegen. Immerhin können wir uns auf Grund der vorliegenden Resultate ungefähr folgendes Bild vom Kohlenstoffwechsel der *Aspidistra* machen:

Im allgemeinen dürfte es *Aspidistra* bei der an ihren Standorten herrschenden Beleuchtung stets gelingen, die bei der Atmung verbrauchten Kohlehydrate durch die Assimilation zu ersetzen und auch — wenigstens während der hellsten Zeiten des Tages — einen Überschuß an Assimilaten anzusammeln. Die Atmung während der Nacht ist, sofern sie den ausgeschiedenen Mengen Kohlensäure entspricht, im Verhältnis zur Atmung am Tage und speziell im Verhältnis zur Assimilation klein (ca. $^1/_{20}$); ja sie führt eventuell sogar nur zur Spaltung der Kohlehydrate. Wie dem auch sei, jedenfalls sprechen die in den Dunkelversuchen ausgeschiedenen kleinen Mengen CO_2 für einen nur geringen Verbrauch der als Kohlehydrate gespeicherten Energie; man müßte denn annehmen, daß die Atmung nach der Verdunkelung und dem dadurch bewirkten Stomataschluß mit gleicher Intensität weitergehe und daß das dabei gebildete CO_2 fast restlos von der Blattsubstanz gebunden werde.

Die Bildung von Kohlehydraten im einzelnen Blatt ist nach den erhaltenen Assimilationswerten nicht sehr groß (s. auch S. 645 die Analysen Weevers); darum ist es auch nicht erstaunlich, daß, wie Beobachtungen zeigen, die Bildung eines Blattes im Frühjahr von der Anlage am Vegetationspunkt an bis zur völligen Ausbildung der Lamina (Blattstiel jedoch noch nicht gestreckt!), also von ca. 1,5—2 g Trockensubstanz, zwei Monate (Mai — Juli) braucht. Immerhin scheint mir die Annahme von Cailletet (1911), daß *Aspidistra* Kohlenstoffverbindungen aus dem Boden aufnehmen müsse, nicht notwendig, um so weniger als auch eine eventuell als Vermittler in Betracht kommende Mykorrhiza fehlt. Bei der Beurteilung der Kohlenstoffbilanz muß übrigens auch in Betracht

gezogen werden, daß eine einzelne gut ausgebildete *Aspidistra*-Pflanze viele Blätter trägt und als Vegetationszeit — wenigstens bei uns in Kultur — das ganze Jahr zur Verfügung hat. Auch erleidet sie beim Eintritt der ungünstigen Jahreszeit keinen Substanzverlust, wie die laubwerfenden Bäume oder wie Pflanzen, die nur als Rhizom oder Knolle überwintern.

Im Anschluß an die Ergebnisse vorliegender Arbeit, die dartut, daß *Aspidistra* ein träger Gaswechsel zukommt, ist es wohl erlaubt, sich einige Gedanken über die Ursache dieser Erscheinung zu machen.

Z. B. könnte die niedrige Assimilation nur daher kommen, daß die äußeren Lebensbedingungen (Licht, CO_2-Gehalt usw.) der Pflanze keine Entfaltung ihrer physiologischen Leistungen gestatten. Trifft dies zu, so muß es möglich sein, durch Änderung der äußeren Bedingungen (Steigerung des Lichts usw.) die Leistungen der Pflanze bedeutend zu erhöhen.

Es könnte aber, und das ist wohl wahrscheinlicher, *Aspidistra* eine spezielle physiologische Konstitution haben, die eben nur bei den am Standort verwirklichten, für sie optimalen Bedingungen maximale Leistungen zuläßt, die aber im Vergleich zu denen anderer Pflanzen gering sind.

Mit der Frage nach der Spezifität der physiologischen Konstitution der verschiedenen Pflanzengruppen gelangen wir bereits zur Annahme „innerer Faktoren", die wir vorderhand noch nicht näher charakterisieren können. Immerhin kann man sich vorstellen, daß in der Pflanze gewisse Stoffe vorhanden sind, welche die Intensität des Stoffwechsels regeln: steigern oder erniedrigen. Diese Vorstellung hat insofern eine gewisse Berechtigung, als die Tierphysiologie bereits eine ganze Anzahl solcher Stoffe kennt, die Produkte der innersekretorischen Drüsen. Je weniger für die verschiedenen Funktionen bestimmte Organe ausgebildet sind, desto schwieriger wird es, die Wirkung solcher Stoffe zu untersuchen und auseinanderzuhalten. Das ist wohl der Grund, warum sie bei der Pflanze noch nicht gefunden worden sind; wir dürfen aber auch dem pflanzlichen Organismus zutrauen, daß er die Fähigkeit hat, solche Regulationsmechanismen zu bilden.

Wenn wir nach solchen Agenzien und nach ihrer Wirkungsweise fragen, so können wir uns wohl vorstellen, daß ein Gleich-

gewicht herrscht zwischen antagonistisch wirkenden Stoffen und daß je nach der Verschiebung dieses Gleichgewichts der Stoffwechsel gehemmt oder gefördert wird. Solche Antagonismen gewisser Stoffe, gerade in bezug auf den Stoffwechsel, sind ja aus der Tierphysiologie zur Genüge bekannt. Demnach können wir uns vorstellen, daß die Verschiedenheit der physiologischen Konstitution (z. B. der Sonnen- und Schattenpflanzen) auf einer Verschiedenheit solcher Gleichgewichte beruht.

Künftige Untersuchungen müßten nun darauf hinaus gehen, auf dieses Gleichgewicht einzuwirken. Es wäre deshalb von großem Interesse zu wissen, welcher Art diese Stoffe sind, die in Betracht kommen. Die Untersuchungen von Noack (1927) können uns hier einen Hinweis geben, indem sie zeigen, daß gewisse Metalle (Mangan, Eisen) die Fähigkeit haben, — wenigstens in Modellversuchen — in diesem Sinne zu wirken.

Abschnitt VI.

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

A. Methodischer Teil.

Bei Anwendung der Kohlensäuredifferenzmethode, also bei Versuchen im Luftstrom, ist der Einfluß des schädlichen Raumes auf die Atmungs- und Assimilationswerte zu beachten. Der schädliche Raum ist derjenige Hohlraum der Apparatur (vorwiegend des Rezipienten), der von den Pflanzenteilen nicht ausgefüllt wird. Sein Einfluß besteht darin, daß er die rasche Einstellung der Gleichgewichtskonzentration zwischen dem CO_2 des Luftstromes und dem CO_2, das von der Pflanze verbraucht oder produziert wird, verzögert. Die Atmungs- oder Assimilationswerte des ersten Versuchsintervalls enthalten deshalb von vornherein einen Fehler, der nur physikalisch bedingt ist; dieser Fehler ist dabei prozentual umso größer, je größer der schädliche Raum, je langsamer der Luftstrom und je kürzer das erste Versuchsintervall ist.

Die Berechnung der Atmungs- oder Assimilationswerte aus der Differenz zwischen der in den Rezipienten ein- und austretenden Menge Kohlensäure ist nur dann richtig, wenn die CO_2-Konzentration im Rezipienten während des Versuches konstant bleibt.

Um dieser Forderung zu genügen, muß bei der Ausführung der Versuche auf folgendes Rücksicht genommen werden:

1. Die Geschwindigkeit des Luftstromes muß konstant sein.
2. Der CO_2-Gehalt des eintretenden Luftstromes muß konstant sein.
3. Die Messung darf erst begonnen werden, wenn sich die Gleichgewichtskonzentration eingestellt hat.

Um die letzterwähnte Bedingung zu erfüllen, wird nach jeder Änderung der Versuchsbedingungen, also vor jedem Versuch, eine Vorperiode eingeschaltet, deren Dauer hauptsächlich vom Quotienten $\frac{u}{v} = \frac{\text{Volumen der durchgeschickten Luft}}{\text{Volumen des schädlichen Raumes}}$ bestimmt wird. Es wurde eine Tabelle (Nr. 9) berechnet, die für verschiedene Werte dieses Quotienten und verschieden lange Vorperioden den prozentualen Fehler angibt, mit dem das Resultat behaftet ist.

Um die Dauer der Vorperiode abzukürzen, wird vor jeder Vorperiode der Rezipient mit Versuchsluft gespült; die Dauer dieses Spülens kann ebenfalls aus einer Tabelle (Nr. 10) abgelesen werden.

Für Versuche, bei denen man der Pflanze eine bestimmte CO_2-Konzentration darbieten will, ist zu beachten, daß im Rezipienten nicht die Konzentration des eintretenden, sondern des austretenden Luftstromes herrscht (siehe im theoretischen Teil, Formel 5 a).

Es wurde versucht, eine Apparatur zusammenzustellen, die den als notwendig erkannten Bedingungen genügt und zugleich erlaubt, die Pflanze unter möglichst natürlichen Verhältnissen zu untersuchen (im Luftstrom von normalem Kohlensäuregehalt und als vollkommen intakte Pflanze).

B. Biologischer Teil.

Aspidistra elatior hat die Fähigkeit, sowohl an ihrem natürlichen Standort wie in Kultur, mit wenig Licht auszukommen; Messungen ergaben, daß sie bei 1/250—1/200 des im Freien herrschenden Lichtes noch gut gedeiht.

Der Kohlensäuregehalt kann an den Standorten in Europa (Gewächshäuser, Wohnzimmer) zeitweilig das zwei- bis vierfache des normalen betragen, was bei der Kohlensäureassimilation bis zu einem gewissen Grade das schwache vorhandene Licht kompensieren mag.

Aspidistra elatior ist eine Zuckerpflanze und führt nur in den Schließzellen Stärke. Das Blatt besitzt den bei Schattenpflanzen oft anzutreffenden Bau: Schwammparenchymatische Ausbildung des Assimilationsgewebes. Die Stomatazahl ist ähnlich wie bei anderen extremen Schattenpflanzen *(Clivia, Curculigo)* gering und beträgt pro mm^2 Gesamtoberfläche nur 28 (Sonnenpflanze *Hieracium Pilosella*: 255). Das Interzellularvolumen entspricht mit 19% demjenigen hiesiger Sonnenpflanzen; das Interzellularsystem besteht aus zusammenhängenden Gängen (homobarischer Typus).

Die Atmung von *Aspidistra* ist dadurch ausgezeichnet, daß die Kohlensäureausscheidung mit der Dauer der Verdunkelung abnimmt und bis auf Null sinken kann. Die Atmung während der Nacht ist darum gering und beträgt auch bei Einbeziehung der ersten Versuchsintervalle nach der Verdunkelung ungefähr $^1/_{10}$—$^1/_{15}$ dessen, was eine Sonnenpflanze *(Hieracium Pilosella)* atmet.

Da eine starke Abhängigkeit der Stomataweite von der Lichtintensität und der Dauer der Einwirkung des Lichtes festgestellt werden konnte, dürfte die primäre Ursache des Absinkens der CO_2-Auscheidung im allmählichen Verschluß der Stomata zu suchen sein.

Eine durch Sauerstoffmangel (vollkommener Verschluß der Stomata während der Dauer der Verdunkelung!) hervorgerufene, unvollkommene Oxydation der Kohlehydrate im Sinne einer Bildung organischer Säuren konnte nicht nachgewiesen werden, ebensowenig wie die Veratmung irgendwie vorhandener organischer Säuren bei Belichtung. Die elektrometrische Titration des Blattpreßsaftes ergab nach Verdunkelung, ebenso wie nach der Belichtung, das Vorhandensein gleicher Säuremengen. Der Blattpreßsaft ist gegen Säuren ziemlich stark gepuffert; sein p_H beträgt 6,15.

Die Frage, ob durch den Stomataverschluß während der Verdunkelung der oxydative Teilprozeß der Atmung eingeschränkt oder gar sistiert wird, so daß in der Nacht allenfalls nur noch die Spaltung der Kohlehydrate weitergeht, muß offen gelassen werden.

Literaturangaben sprechen dafür, daß nach der Verdunkelung nur eine geringe Abnahme des Atmungsmaterials stattfindet; Atmungsversuche mit Pflanzen, deren Assimilation eingeschränkt worden war, führten nicht zu eindeutigen Ergebnissen.

Aspidistra elatior ist entgegen der Annahme von Cailletet (1911) befähigt, die Kohlensäure der Luft zu assimilieren, dadurch die Atmung mindestens zu kompensieren und bei der mittleren

Lichtintensität (im Vergleich zur Lichtintensität im Freien) von ca. 2800 Lux einen Überschuß an Assimilaten zu bilden (schon bei 0,33 mg CO_2 i/L.)

Die Assimilationswerte nehmen auch bei gleichbleibender Lichtintensität mit der Dauer der Belichtung bis zu einem gewissen Zeitpunkt zu; diese Tatsache findet wohl ihre Erklärung im allmählichen Öffnen der Stomata nach Beginn der Belichtung.

Der Kompensationspunkt der Atmung dürfte bei schwacher CO_2-Konzentration (0,33 mg i/L) ungefähr bei 275 Lux liegen, der Lichtschwellenwert der Assimilation bei etwa 80—100 Lux; doch ist in Betracht zu ziehen, daß diese Größen an und für sich sehr variabel sind.

Es bleibt mir noch die angenehme Pflicht, folgenden Herren, die meine Arbeit in irgend einer Weise gefördert haben, meinen besten Dank auszusprechen:

Herrn Prof. Senn, meinem Chef, und Herrn Prof. Spiro für das Interesse, welches sie meiner Arbeit entgegengebracht haben, ebenso auch für die Überlassung der Arbeitsplätze und notwendigen Apparaturen; meinem Freund Herrn Dr. Franz Leuthardt für mannigfache Hilfe und schließlich dem ehemaligen Assistenten der botan. Anstalt, meinem Freund Herrn Dr. Heinrich Wolff für seine Hilfe bei der Einrichtung meines Laboratoriums.

Botanische Anstalt Basel.

Literaturverzeichnis.

1920. Bächer, J., Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. 37, I, S. 1.

1924. Benecke, W. und Jost, L., Pflanzenphysiologie, IV. Aufl. Jena.

1905. Blackman, Optima and limiting factors. Annals of Botany, Bd. 19, p. 281—295.

1876. Borodin, I., Physiologische Untersuchungen über die Atmung der beblätterten Sprosse. Arbeiten d. St. Petersburger Ges. d. Nat.-Forscher, Bd. VII, S. 1—114 Zitiert nach Ref. Just, Bot. Jahresber., IV, 1876, 2, S. 919.

1918. Boysen Jensen, P., Studies on the production of matter in light- and shadow-plants. Botanisk Tidsskrift, Bd. 36, p. 219. København 1919.

1889. Busch, I., Untersuchung über die Frage, ob das Licht zu den unmittelbaren Lebensbedingungen der Pflanzen oder einzelner Pflanzenorgane gehört. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. VII, 1889, S. (28).

1911. Cailletet, L., Sur l'origine du carbone assimilé par les plantes. C. R. de l'Acad. Sc. Paris, Bd. 152, I, p. 1215.

1913. Czapek, F., Biochemie der Pflanzen, II. Aufl. Jena, 1. Bd.

1901. Diels, L., Die Flora von Central-China. Englers Bot. Jahresber. 1901, Bd. 29, S. 169—659.

1925. Dietrich, M., Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanzen in ihren Beziehungen zum Standort. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 65, S. 98—194.

1903. Dude, M., Über den Einfluß des Sauerstoffentzuges auf pflanzliche Organismen. Flora, Bd. 92, S. 205—252.

1898. Giltay, E., Über die vegetabilische Stoffbildung in den Tropen und in Mitteleuropa. Ann. de Buitenzorg, Bd. 15, p. 43—72.

1882. Godlewski, E., Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenatmung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 13, S. 491—543.

1914. Grafe, V., Ernährungsphysiologisches Praktikum der höheren Pflanzen. Berlin 1914.

1885. Gréhant, N. et Peyrou, Extraction et composition des gaz contenus dans les feuilles aériennes. C. R. de l'Acad. Sc. Paris, Bd. 100, II, p. 1475—1477.

1923. Hammarsten, O., Lehrbuch der physiologischen Chemie, 10. Aufl. München.

1922. Handel-Mazzetti, H., Mittel-China. Vegetationsbilder, 14. Reihe, Heft 2/3.

1923. Harder, R., Bemerkungen über die Variationsbreite des Kompensationspunktes beim Gaswechsel der Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 41, S.194—198.

1924. — —, Über die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzenspezies. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 64, S. 169—200.

1927. Hofmann, E., Die Anatomie der Höhlenpflanzen in Morton: Ökologie der assimilierenden Höhlenpflanzen. Fortschritte d. naturwiss. Forschung, Bd. XII, Heft 3.

1885. Johannsen, W., Ueber den Einfluß hoher Sauerstoffspannung auf die Kohlensäureausscheidung einiger Keimpflanzen. Unters. d. Bot. Inst. Tübingen, Bd. 1, S. 686—717.

1924. Johansson, N., Zur Kenntnis der Assimilation einiger Farne. Svensk Botanisk Tidskrift Upsala, Bd. 17, p. 215—223.

1926. — —, Ökologische Studien über den Gasaustausch einiger Landpflanzen. Ebenda, Bd. 20, p. 107—236.

1899. Kolkwitz, R., Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 33, S. 128—163.

1914. Koppel, M. und Spiro, K., Über die Wirkung von Moderatoren (Puffern) bei der Verschiebung des Säuregleichgewichtes in biologischen Flüssigkeiten. Biochem. Zeitschr., Bd. 65, S. 409.

1904. Kostytschew, S., Über die normale und die anaerobe Atmung bei Abwesenheit von Zucker. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40, S. 563—592.

1907. — —, Über anaerobe Atmung ohne Alkoholbildung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 25, S. 188—191.

1924. — —, Pflanzenatmung. Springer, Berlin.

1885. Kreusler, Ueber eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Atmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussende Momente. Landwirtschaftl. Jahrb., Bd. 14, S. 913—965.

1927. Leuthardt, F., Pufferkapazität und Pflanzensäfte. Kolloidchem. Beihefte, Bd. 25, 1927, Heft 1—4, S. 1—68. (Diss. Basel.)

1919. Lohr, L., Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen. Rec. des Travaux bot. neérlandais, Bd. XVI, livr. I, p. 1—61. (Diss. Basel.)

1905. Lubimenko, Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes ombrophiles et ombrophobes. Rev. gén. de bot., Bd. 17, S. 381—415.

1926. Lüers, H., Die Bestimmung der Titrationsacidität in Pflanzenextrakten und ähnlichen gefärbten Flüssigkeiten. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 3, Heft 4, S. 614—626.

1924. Lundegårdh, H., Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena.

1925. — —, Klima und Boden. Jena.

1911. Maquenne, L., A propos d'une communication récente de Mr. L. Cailletet. C. R. de l'Acad. Sc. Paris, vol. 152, I, p. 1818.

1913a. — — et Demoussy, E., Influence des conditions antérieures sur la valeur du quotient respiratoire chez les feuilles vertes. Ibidem, vol. 156, I, p. 28—34.

1913b. — — et — —, Sur la valeur et un nouveau mode d'appréciation du quotient respiratoire des plantes vertes. Ibidem, vol. 156, I, p. 278—283.

1913c. — — et — —, Sur la valeur des coefficients chlorophylliens et leurs rapports avec les quotients respiratoires réels. Ibidem, vol. 156, I, p. 506—512.

1892. Mayer, Ad., Over de Intensiteit der Ademhaling van in de Schaduw groeiende planten. Verslagen en Mededeel. der Koninkl. Akad. van Wetenschappen, Afdeeling Natuurkunde, 3. Reeks, 9. deel, p. (272)—(289).

1892. — —, Über die Atmungsintensität von Schattenpflanzen. Landwirtschaftl. Versuchsstat., Bd. 40, S. 203—216.

1923. Meyer, F. J., Das trophische Parenchym: A. Assimilationsgewebe. Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie: Histologie, Bd. IV, 1. Hälfte.

1911. Meyer, A. und Deleano, N., Die periodischen Tag- und Nachtschwankungen der Atmungsgröße im Dunkeln befindlicher Laubblätter und deren vermutliche Beziehung zur Kohlensäureassimilation. I. Teil: Zeitschr. f. Bot., Bd. 3, S. 657—701.

1913. — — u. — —, II. Teil: Ebenda, Bd. 5, S. 225—320.

1922. Michaelis, L., Die Wasserstoffionenkonzentration, I. Teil, II. Aufl. Springer, Berlin.

1926. — —, Praktikum der physikalischen Chemie, III. Aufl. Springer, Berlin.

1912. Molisch, H., Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Zeitschrift f. Bot., Bd. 4, S. 106—122.

1927. Morton, F., Ökologie der assimilierenden Höhlenpflanzen. Fortschritte d. naturwiss. Forschung, Bd. XII, H. 3.

1904. Müller, A., Die Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40, S. 443—497.

1918. Neger, F. W., Die Wegsamkeit der Laubblätter für Gase. Flora, Bd. 111/12 (N. F. 11/12), S. 152—161.

1909. Nicolas, G., Respiration des plantes vasculaires. Ann. sc. nat., 9. sér., Bot., Bd. 10, 1909, p. 1—113.

1925. Nikolić, M., Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung, Artikel I u. II. Beih. z. bot. Centralbl., 41, I, S. 309—326, 327—346.

1920. Noack, K., Der Betriebsstoffwechsel der thermophilen Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 59, S. 413—459.

1927. — —, Modellversuche zur Frage der Eisenbeteiligung an der Kohlensäureassimilation der grünen Pflanzen. Biochem. Zeitschr., Bd. 183, S. 153—175.

1907. Palladin, W. und Kostytschew, S., Über anaerobe Atmung der Samenpflanzen ohne Alkoholbildung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 25, S. 51—56.

1885. Pfeffer, W., Ueber intramolekulare Atmung. Unters. d. Bot. Inst. Tübingen Bd. I, S. 636—685.

1897. — —, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Leipzig.

1917. Plaetzer, H., Untersuchungen über die Assimilation und Atmung der Wasserpflanzen. Verh. d. physik.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 45, S. 31—101.

1926. Romell, L. G., Über das Zusammenwirken der Produktionsfaktoren. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 65, S. 740—777.

1926. — —, Über die Bedingungen des Kohlensäuretransportes zu den Chloroplasten. Flora, N. F., Bd. 21, S. 125—156.

1924. Rywosch, S., Über die Beziehungen zwischen der Zahl der Spaltöffnungen und dem Bau des Blattes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 43, S. 67—86.

1924. Schroeder, H., Die CO_2-Versorgung der Chloroplasten. Flora, Bd. 117 (N. F., 17), S. 270—292.

1926. — —, Methoden zur Bestimmung der Assimilation der Kohlensäure aus der Luft und aus dem Wasser. Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 3, Heft 4, S. 653—714.

1908. Senn, G., Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Engelmann, Leipzig.

1913. Spoehr, H. A., Photochem. Vorgänge bei der diurnalen Entsäuerung der Sukkulenten. Biochem. Zeitschr., Bd. 57, S. 95.

1923. — — und McGee, I. M., Studies in plant respiration and photosynthesis. Publication Nr. 325, Carnegie Institution Washington.

1880. Stahl, E, Ueber den Einfluß der Lichtintensität auf die Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Zeitung, Jahrg. 38, S. 867.

1921. Stålfelt, M. G., Till kännedomen om förhallandet mellan solbladens och skuggbladens kolhydratsproduktion. (Z. Kenntnis d. Kohlehydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern.) Deutsch. Resumé. Medd. f. Stat. Skogsförsöksanstalt, H. 18, S. 271—276.

1924. — —, Tallens och granens kolsyreassimilation och dess ekologiska betingelser. (Unters. z. Ökologie d. CO_2-Assimilation d. Nadelbäume.) Medd. från Stat. Skogsförsöksanstalt, H. 21, Nr. 5. Stockholm.

1891. Stich, C., Die Atmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung. Flora, N. Reihe, 49. Jahrg., S. 1—57.

1924. Ursprung, A., Über das Eindringen von Wasser und andern Flüssigkeiten in Interzellularen. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. 41, I, S. 15—40.

1923. Weevers, Th., The first carbohydrates that originate during the assimilatory process. Proc. sect. of Sciences, koninkl. Akad. van Wetensch., Amsterdam 1924, Bd. 27, p. 46.

1907. Wiesner, J., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Engelmann, Leipzig.

1918. Willstätter, R. und Stoll, A., Untersuchungen über die Assimilation der Kohlen, säure. Springer, Berlin.

1905. Wilson, E. H., Leaves from my chinese Note-Book. The Gardeners Chronicle, 3. Sér., vol. 38, p. 202 ff.

1926. Wolff, H., Zur Physiologie des Wurzelpilzes von *Neottia Nidus avis* Rich. und einigen grünen Orchideen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 66, S. 1—34.

1894. Yasuda, A., *Aspidistra elatior* Blume. The Bot. Magazine, vol. VIII, Nr. 84. Tokyo. Zit nach bot. Centralbl., Bd. 58, S. 338.

Curriculum vitae.

Ich, Max Eugen Geiger, wurde am 8. Februar 1903 in Frauenfeld geboren. Meine Eltern sind Wilhelm Geiger, Kaufmann aus Wigoltingen (Thurgau), und Elisabeth Geiger, geb. Huber.

Von 1913—1921 besuchte ich in Basel die Realschule, an welcher ich im Herbst 1921 die Maturitätsprüfung ablegte.

Meine Studien absolvierte ich an der Universität Basel vom Herbst 1921 bis Sommer 1927. Während dieser Zeit nahm ich teil an den naturwissenschaftlichen Vorlesungen und Praktika der folgenden Herren Professoren und Dozenten: Buxtorf, Faust, Fichter, Hagenbach, Handschin, Joël, Menzel, Portmann, Rupe, Saunders (Cambridge), Schüepp, Senn, Speiser, Spiro, Vischer, Weiss (Manchester), Witschi, Zschokke. Meine Dissertation verfaßte ich unter der Leitung von Herrn Prof. Senn.

Seit Frühling 1926 habe ich die Stelle eines Assistenten an der botanischen Anstalt in Basel inne.

Allen meinen verehrten Lehrern spreche ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus für die Förderung, welche sie meinen Studien haben angedeihen lassen.